Hamm

98

ÜBER DIE

STAUBGRÜBCHEN AN DEN STÄMMEN

UND

BLATTSTIELEN

DER

CYATHAEACEEN UND MARATTIACEEN.

Inaugural-Dissertation,

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität zu Strassburg

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Emil Hannig.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Mit einer Tafel.

1898.

Ueber die Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Cyathaeaceen und Marattiaceen.

Von

E. Hannig.

Hierzu Tafel II.

Auf dem unteren Wangenpaar der Blattpolster der fossilen Lepidodendren befinden sich zwei grübchenartige Organe von unbekannter Bedeutung. Dieselben stellen rundliche Eindrucksmale vor und liegen nahe dem oberen Rande der Wangen, je eins zu beiden Seiten der dieselben trennenden Mediankante.

Stur[1]) nennt die Male Blattpolster-Gefässdrüsen, da er in ihnen drüsenartig ausgebildete Gefässbündelendigungen zu erkennen glaubt. Graf Solms-Laubach[2]) macht aufmerksam auf ihre Aehnlichkeit mit den »Oeffnungen, die man in wechselnder Anordnung an der Basis der Blattstiele bei den Baumfarnen findet«. Schenk[3]) und Schimper[4]) deuten sie darauf hin als Austrittsöffnungen von Luftgängen. Dieser Erklärung hat sich neuerdings auch Potonié[5]), gestützt auf anatomische Befunde an günstigen Präparaten, angeschlossen. Die Resultate seiner Untersuchungen waren etwa folgende: Zu beiden Seiten der Mittellinie des unteren Wangenpaares der *Lepidodendron*-Blattpolster läuft unter dem Hautgewebe in einiger Entfernung von demselben je ein Strang dünnwandigen Parenchyms, welcher von dem Stamm herkommend sich nach dem Blattstiel zu fortsetzt. Während des Verlaufs durch das Blattkissen nähern sich an der Stelle der Male die Stränge auf eine kurze Strecke der Oberfläche. Ueber letzterer zerfällt das Hautgewebe, und die auf diese Weise gebildeten Vertiefungen stellen die beiden Male dar. In dem

---

1) Die Culmflora der Ostrauer und Waldenburger Schichten. Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt zu Wien. Vol. 8. Heft II (1877). S. 227.

2) Einleitung in die Palaeophytologie. 1877. S. 202.

3) Die fossilen Pflanzenreste. 1888. S. 61.

4) Palaeophytologie in Zittel's Handbuch der Palaeont. 1890. S. 190.

5) Anatomie der beiden »Male« auf dem unteren Wangenpaar und der beiden Seitennärbchen der Blattnarbe des *Lepidodendron*-Blattpolsters. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XI. Heft 5. 1893. S. 319 ff. und Naturwissenschaftl. Wochenschrift. Bd. IX. Nr. 10. 1896. S. 115.

Gewebe der Stränge sind zahlreiche, wahrscheinlich schon an der lebenden Pflanze durch Zellzerfall entstandene Lacunen vorhanden. Intercellularen lassen sich zwischen den einzelnen Zellen nicht nachweisen.

Ueber den physiologischen Werth der Male giebt jedoch selbst diese verhältnissmässig genaue Kenntniss ihrer Anatomie keine Auskunft, und so bleibt zur Entscheidung jener Frage nur übrig, bei recenten Pflanzen nach Analogien zu suchen. Die einzigen dabei in Betracht kommenden Organe scheinen die auf den Blattkissen der Baumfarne liegenden sog. Staubgrübchen zu sein, welche aber bezüglich ihrer anatomischen und morphologischen Verhältnisse sowie ihrer Function nahezu unbekannt sind.

Günstiges Entwickelungsmaterial sowie eine Anzahl alter Stammstücke ermöglichten mir, diese Lücken durch nachfolgende Untersuchung im Wesentlichen auszufüllen.

Im Verlauf der Arbeit stellte sich heraus, dass die untersuchten Grübchen identisch sind mit den gleichfalls wenig bekannten, als »Lenticellen-ähnliche Gebilde« beschriebenen Organen auf den Blattstielen der betreffenden Farne. Es wurden daher diese und dann auch die analogen Gebilde auf den Blattstielen und Stipeln der nicht zu den »Baumfarnen« gehörigen Marattiaccen mit in die Untersuchung einbezogen.

In der Litteratur sind die in Rede stehenden Organe wenig behandelt. Die Stammgrübchen werden (1821) zum ersten Male von Martius[1]) erwähnt und für Fructificationsorgane erklärt[2]) (»et, ni egregie fallor fructificationis muneri certo modo inserviunt«). H. v. Mohl[3]) unterzog sie bald darauf eingehender Besprechung, kam aber bezüglich ihrer Bedeutung zu keinem Resultat (»organum cui in universo plantarum regno nihil simile esse videtur«), während Unger[4]), ungefähr um dieselbe Zeit, sich dazu verleiten liess, sie mit den Brutknospen der Lebermoose zu vergleichen. In den letzten Jahren wurden sie von John Scott[5]) wieder in Erinnerung gebracht und als Rudimente angesprochen, welche den Rippen eines mit geflügelten Blattstielen versehenen Vorfahren entsprechen (corresponding to the costae of a strongly auricled-frond-bearing progenitor).

Betreffs der Grübchen auf den Farnblattstielen, besonders derjenigen bei den Marattiaceen, schwanken die neueren Autoren zwischen zwei Extremen. Bei Costerus[6]) findet sich eine kurze Beschreibung des Baues und der Entwickelungsgeschichte der Grübchen von *Angiopteris*, bei O. L. Müller[7]) ausserdem eine solche der Blattstielgrübchen von *Alsophila*. Beide Autoren sehen in den Gebilden Einrichtungen zur Erleichterung des Gasaustausches. Potonié[8]) dagegen, der mit kurzen Worten den Bau der betreffenden Organe auf den Blattstielen von *Angiopteris* bespricht, deutet ihre

---

[1]) Denkschr. d. k. bayr. bot. Ges. in Regensburg. Tom. II. S. 125. 1821.

[2]) Natürlich vor der Entdeckung derselben durch Leszczyc-Suminski.

[3]) De structura caudicis filicum arborearum; in de Martius, Ic. Plantar. crypt. Brasil. Tab. 29, 30, 35 p. 43 und 44—45. 1825—1834 und verm. Schr. S. 110 und 111. 1845 (ohne Abbildung).

[4]) Flora 1836. S. 595 ff. und 603.

[5]) Transact. of the Linnean Soc. of London. Vol. 30. p. 19 und 20. Pl. 1—3, 5 und 8—11.

[6]) J. C. Costerus, Het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk. Inaug.-Dissert. Utrecht 1875; oder

J. C. Costerus, Sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le règne végétal. Archives Néerlandaises. T. X.

[7]) O. L. Müller, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen. Inaugural.-Dissert. der Univ. Leipzig; Kaschau 1877.

[8]) H. Potonié, Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Jahrbücher des botan. Gartens zu Berlin. Bd. I. 1881.

Aufgabe dahin, dass sie zum Schutz des darunterliegenden Gewebes dienen, während wieder Klebahn[1]), gelegentlich einer anhangsweisen Besprechung ihrer Entstehung, sich der Meinung, dass sie die Durchlüftung begünstigen, anschliesst.

Nur kurz erwähnt sind die Gebilde noch von Harting[2]), Stahl[3]) und Kühn[4]). Ausführliche Angaben über ihre Verbreitung auf den Farnblattstielen finden sich bei Thomae[5]).

Das Material zu der Untersuchung, welche im botanischen Institut zu Strassburg ausgeführt wurde, stammt theils aus dem botanischen Garten und der Sammlung daselbst, theils aus den botanischen Gärten von Berlin und München.

Das verschiedene Verhalten der Cyathaeaceen und Marattiaceen verlangt eine gesonderte Besprechung beider Pflanzengruppen.

Cyathaeaceen.

1. Die Stammgrübchen. Unter den Cyathaeaceen bilden die Gattungen *Alsophila*, *Balantium*, *Cibotium*, *Cyathaea* und *Hemitelia* sog. Baumfarne, deren Stammoberfläche gebildet wird von den nach dem Abfall der Blätter zurückgebliebenen, mit glatter Narbe abgeschlossenen Blattstielbasen, welche den Stamm in spiraliger Anordnung mehr oder weniger dicht gedrängt umgeben. Jede dieser Blattstielbasen läuft senkrecht nach unten bis zur nächsten Blattabbruchsstelle in ein längeres oder kürzeres Polster — das Analogon des unteren Wangenpaares der Lepidodendron-Blattpolster — aus. Die Blattnarben können so dicht stehen und so tief abgliedern, dass dieses Polster fast vollständig unterdrückt wird.

Auf ihm befinden sich bei den oben genannten Gattungen mit Ausnahme von *Cibotium* eine Anzahl rundlicher oder ovaler Grübchen von 0,2 bis 2,5 cm Länge und 0,1 bis 0,4 cm Tiefe (Fig. 1)[6]). Sie sind mit einer aus lockeren, rothbraunen, sternförmigen Zellen bestehenden Masse ausgefüllt (Fig. 2). Diese ist häufig durch Querrisse getheilt, so dass in längeren Grübchen (*Hemitelia grandiflora*) vier- bis fünfreihig angeordnete Höcker sichtbar sind. Je kleiner die Oeffnungen jener, desto tiefer sind sie im Allgemeinen. Sie erscheinen theils sehr regelmässig und scharf umgrenzt (*Cyathaea*, *Hemitelia*, Arten von *Alsophila*), theils undeutlich und unregelmässig an Grösse und Gestalt (*Alsophila*). Dabei sind sie gewöhnlich so angeordnet, dass ein Theil von ihnen einen Halbkreis um den unteren Rand der Blattnarbe bildet, während sich die übrigen unregelmässig zerstreut von da auf dem Blattkissen nach unten ziehen[7]). Berühren sich jedoch die in diesen Fällen

---

[1]) H. Klebahn, Die Rindenporen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVII. S. 537. 1884.

[2]) H. de Vries et P. Harting, Monogr. des Marattiacées. Leide et Düsseldorf. 1853.

[3]) E. Stahl, Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Botan. Ztg. 1873.

[4]) V. Kühn, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen Flora 1889. S. 459.

[5]) K. Thomae, Die Blattstiele der Farne. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie. Pringsh. Jahrb. Bd. 17. S. 99. 1886.

[6]) Weitere Abbildungen sind zu finden bei Mohl, l. c. Tab. XXX. Fig. I, III und V; ferner bei J. Scott, l. c. Tab. 8. Fig. 1. Tab. 11, Fig. 4 etc.

[7]) Vergl. z. B. J. Scott, l. c. Tab. 8. Fig. 1.

rhombischen Blattnarben unmittelbar, ohne Bildung von Blattpolstern, dann findet man zuweilen nur ein Grübchen an der unteren Spitze des Blattnarbenrandes (*Alsophila excelsa*)[1].

Im Allgemeinen sind die mittleren der im Halbkreise um die Narbe stehenden Grübchen die grössten; die übrigen nehmen von da auf- und abwärts an Grösse ab. In der Jugend sind sie von einem zottigen Pelz bis 5 cm langer Schuppenhaare verdeckt, im Alter oft von einem, zuweilen fussdicken Mantel eng und fest mit einander verflochtener, abgestorbener Luftwurzeln[2].

Die Blattstielgrübchen finden sich auf den schon längere Zeit bekannten[3] Spaltöffnungsstreifen. Dies sind längere oder kürzere, spindelförmige, durch verschieden grosse Zwischenräume von einander getrennte (*Alsophila*, *Cyathaea*) oder zu einem fortlaufenden Streifen mit einander verschmolzene (*Balantium*, *Cibotium*) helle Flecke, welche in je einer Linie auf beiden Seiten des Blattstieles entlang laufen. Auf diese Streifen ist das Vorkommen von Spaltöffnungen auf dem Blattstiel beschränkt. Zur Bildung von Grübchen kommt es nur bei den Arten mit unterbrochenen Spaltöffnungsstreifen. Bei den übrigen bleiben letztere zeitlebens unverändert.

Genauer untersucht wurden die Verhältnisse bei einer im Strassburger botanischen Garten gewachsenen ca. 1 m hohen Pflanze von

Alsophila excelsa.

Die Stammgrübchen dieses Exemplars sitzen zu 10 bis 20 auf den Blattkissen. Sie sind spindelförmig bis kreisrund, 0,3—0,5 cm lang, 0,2—0,3 cm tief und von sehr ungleichem Aussehen. Ihr anatomischer Aufbau ist nur ein einziges Mal und zwar durch H. v. Mohl[4] kurz beschrieben worden:

»An den Stellen, an welchen sich die mit einem rostfarbenen Pulver gefüllten Gruben finden, ist die Rinde vollkommen durchbrochen. Diese Oeffnung ist von einem parenchymatösen Zellgewebe erfüllt, welches nach innen eine über die Oeffnung der Rinde übergreifende Protuberanz bildet, nach aussen dagegen mehr und mehr durch Vergrösserung

---

[1] Das Stammstück, an welchem diese Beobachtung gemacht wurde, war unbezeichnet, weshalb die Bestimmung nicht ganz sicher ist. Sie gründet sich auf die grosse Aehnlichkeit mit einer Abbildung bei v. Mohl (l. c. Tab. XXIX, Fig. 1). Allerdings weicht diese, also auch unser Stammstück durch die dicht gedrängten rhombischen Blattnarben ziemlich stark von dem weiter unten näher besprochenen, mit zerstreuten elliptischen Narben versehenen Individuum derselben Species ab; dass dieser Umstand jedoch nicht, wie man wohl meinen könnte, gegen obige Bestimmung spricht, zeigt z. B. ein Exemplar von *Alsophila excelsa* im Farnhaus des Berliner botan. Gartens. Der Stamm desselben ist in seinem unteren Theil verhältnissmässig stark ausgebildet, so dass die einzelnen Blattbasen weit von einander entfernt liegen. Etwa 1 m über dem Boden aber verjüngt er sich plötzlich um die Hälfte seines Durchmessers, so dass die Blattnarben nun auf einmal so nahe an einander rücken, dass sie sich fast berühren. Diese Pflanze soll in einem der Grösse des unteren Stammtheiles entsprechenden Alter aus der Heimath importirt sein; man wird deshalb wohl nicht fehl gehen, wenn man die angeführten Differenzen in der Ausbildung veränderten Vegetationsbedingungen zuschreibt.

[2] Die Bedeckung ist von unwesentlicher Bedeutung. Sie kann bei ein und derselben Species, je nach den äusseren Vegetationsbedingungen, erfolgen oder unterbleiben.

[3] Mettenius, In: Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsruhe. 1858. S. 100.

M. Trécul, Disposition remarquable des stomates sur divers végétaux, et en particulier sur le pétiole des Fougères. Comptes rendus. T. 73. 1871. p. 1428.

Potonié, Die Beziehung zwischen dem Spaltöffnungssystem und dem Stereom bei den Blattstielen der Filicineen. Jahrb. d. k. botan. Gartens zu Berlin. 1881. S. 310. — K. Thomae, l. c.

[4] Vermischte Schriften. 1845. S. 111.

der Intercellulargänge sich auflockert, so dass die äusseren Zellen sich nur vermittelst weniger nach Art von Fortsätzen hervorgezogener Punkte berühren und leicht auseinander fallen«.

Da diese Beobachtungen sich zwar mit den meinigen decken, aber manches unerwähnt lassen, möge hier eine genauere Beschreibung des Baues und weiter der Entwickelung der Grübchen folgen.

Die fertigen Grübchen sind annähernd krugförmige Vertiefungen in der Rinde, welche durch Zerfall der Epidermis und der ursprünglich die Sclerenchymspalte ausfüllenden Zellen entstanden sind.

Das Rindengewebe, in dem sie sich finden (Fig. 3), besteht aus einer niedrigen Epidermis, einem darunter liegenden, 3—4schichtigen, grosszelligen Parenchym und einem festen, 20—30 Zellen starken Sclerenchymcylinder. Epidermis und Rindenparenchym zeigen, sofern sie überhaupt erhalten sind, gelbbraune, der Sclerenchymmantel dunkelbraune bis schwarze Färbung. Unter letzterem folgt, aus farblosen, gleichmässigen, grossen gerundeten Zellen aufgebaut, das Grundparenchym.

Die an das Grübchen stossenden Epidermis- und Parenchymzellen sind etwas vergrössert, ihre frei liegenden Wände stark verdickt und intensiv braun bis schwarz gefärbt. Aehnliche Vergrösserung des Volums, Verdickung und Färbung weisen die an die Atmosphäre grenzenden Theile der Sclerenchymfasern auf.

Nach der Axe zu wird die Vertiefung durch auffallend kleinzelliges Gewebe abgeschlossen. Dasselbe stellt sozusagen einen Pfropfen in der Lücke des Sclerenchymcylinders dar, der sich calottenförmig in das Grundparenchym hineinwölbt und über die Ränder der letzterem zugewendeten Seite des Sclerenchymspaltes ziemlich weit übergreift. Dieses Gewebe ist in drei scharf gesonderte Theile unterschieden, welche im Verlauf der Arbeit in ihrer Reihenfolge von aussen nach innen als Aussen-, Schutz- und Uebergangsschicht bezeichnet werden sollen (Fig. 3 *a*, *b*, *c*).

Von ersterer sind in den ausgebildeten Organen meist nur noch wenige Reste vorhanden, da sie durch die mit der Bildung der Gruben verbundene Desorganisation entfernt wurde. Die hierher gehörigen Zellen sind klein, farblos und dünnwandig und lassen weite Intercellularräume zwischen sich. Von ihrer Aussenfläche ragen in die Intercellularen kleine, warzenförmige Vorsprünge (Fig. 2 *a*). Wir wollen im Folgenden diese Gebilde, welcher Gestalt sie auch sein mögen, Intercellularstäbchen nennen. Dabei sei gleich hier hervorgehoben, dass die mannigfaltigen Formen, in welchen sie uns in den verschiedenen Schichten des Grübchengewebes begegnen werden, damit zusammenhängen, dass die Stäbchen infolge des Absterbens der betreffenden Zellen auf verschiedenen Stufen der Entwickelung stehen geblieben sind. Auf letztere brauchen wir hier nicht näher einzugehen, da sie etwa so verläuft, wie es Schenk[1]) für die Marattiaceen beschrieben hat. Ich will nur kurz daran erinnern, dass sie — um nur die Hauptstadien dieser Entwickelung anzuführen — mit dem Aufteten warzenförmiger Hervorragungen auf der glatten Aussenseite der Membran beginnt und nach und nach zu der Bildung kleiner Köpfchen, Keulen, Stäbchen, Nadeln und schliesslich verästelter Fäden fortschreitet. Für uns kommt nur noch das eine Neue hinzu, dass in gewissen Fällen (bei den Zellen der gleich zu erwähnenden Schutzschicht) die verzweigten Intercellularstäbchen so dicht stehen und so eng mit einander verflochten sind, dass sie auf Querschnitten als vollständig gleichartige, feinkörnige Masse erscheinen, welche die Zwischenräume der Zellen gänzlich ausfüllt (Fig. 4 *c*). Ihre Substanz besteht

---

1) Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. IV. Bd. S. 86.

nach Mangin aus Calciumpectat. Ihr Wachsthum übrigens sowie ihre Bedeutung sind noch völlig räthselhaft.

Kehren wir zur Beschreibung des den Sclerenchymspalt ausfüllenden Gewebes zurück. Bei dem mittleren Theil desselben, der Schutzschicht (Fig. 3 *b* und 4 *a*), fällt vor allem das mit der Farbe des Sclerenchymmantels übereinstimmende braunschwarze Aussehen der Membranen auf. Im Uebrigen sind die äussersten Zellen hier sehr dünnwandig, in die Länge gezogen und sternförmig, d. h. sie sind versehen mit wechselnd angeordneten, verschieden langen Fortsätzen, welche durch Tüpfelplatten abgeschlossen sind. Diese halten die meisten Zellen noch untereinander verbunden. Sie sind länglich bis kreisrund, verschieden gross und enthalten je nachdem 2—10 kleine, strich- oder punktförmige Tüpfel (Fig. 2 *b*). Je weiter nach innen, desto weniger stern- und desto mehr kugelförmig werden die Zellen. Gleichzeitig nehmen ihre Membranen an Dicke zu, zeigen immer deutlicher eine Differenzirung in drei Lamellen, und auf ihrer Aussenfläche zuerst keulen-, dann dichtgedrängte nadelförmige Intercellularstäbchen. Die 6—10 innersten Reihen dieser Schicht heben sich durch ihre besonders stark verdickten Membranen scharf von dem umgebenden Gewebe ab (Fig. 4 *a*). Man unterscheidet leicht an denselben eine zarte, stark lichtbrechende äussere, eine deutlich lamellöse secundäre und eine dünne tertiäre Verdickungsschicht. Durch alle drei ziehen sich zahlreiche, feine, geschlängelte, häufig verzweigte Tüpfelkanäle, welche an den abgeflachten Berührungsstellen der Nachbarzellen mit deren Tüpfeln korrespondiren. Doch treffen sie auch nicht selten infolge des Auseinanderweichens der Zellen die Intercellularen. Letztere sind sehr gross, erscheinen aber von einer dichten, braunschwarz gefärbten, körnigen Masse erfüllt, welche, wie wir oben schon gesehen haben, aus lauter Intercellularstäbchen zusammengesetzt ist (Fig. 4 *c*).

Der dritte, 5—8 Zellreihen umfassende Theil des Gewebepfropfens, die Uebergangsschicht (Fig. 3 *c* und 4 *b*), hebt sich sehr scharf gegen die Schutzschicht, dagegen kaum gegen das Grundparenchym ab. Von ersterem unterscheiden sich ihre Elemente durch die Dünnwandigkeit und Farblosigkeit der Membranen, von letzterem fast nur durch den geringeren Durchmesser der Zellen (Fig. 1 *b*). Die Zwischenräume derselben sind fast ebenso gross wie in der Schutzschicht und auch mit der gleichen, hier aber farblosen Masse körnigen Aussehens verstopft. Der Uebergang dieser Schicht in das Grundparenchym ist, wie gesagt, ein allmählicher; die Lufträume, immer noch von verflochtenen Intercellularstäbchen durchzogen, verengern sich mehr und mehr.

Um die Entwickelung der Stammgrübchen verfolgen zu können, ist es nöthig, bis auf die Anlage der Spaltöffnungsstreifen zurückzugehen, die nur an den jüngsten, um den Vegetationspunkt liegenden Blattanlagen als kleine, kreisrunde, helle Flecken zu finden sind. Dass die Grübchen auf diese zurückzuführen seien, hatte Mohl übersehen, überhaupt über die Entwickelung derselben nur mitgetheilt, »dass an den jüngsten Theilen des Stammes von *A. nigra* diese Gruben noch nicht vorhanden, sondern von einer dünnen, unregelmässig zerreissenden Membran, welche mit der Epidermis der benachbarten Theile in unmittelbarem Zusammenhange steht, bedeckt waren«[1]).

Ihre Bildung beginnt mit der Anlegung einer Spaltöffnung. Dieselbe möge einiger Abweichungen von dem allgemeinen Schema halber hier kurz mitgetheilt sein. Eine Dermatogenzelle eilt im Wachsthum den übrigen voraus und zerfällt durch eine, zur Epidermisfläche senkrechte, unbestimmt gerichtete Wand in einen eiförmigen und einen halbmond-

[1]) H. v. Mohl, Verm. Schr. S. 110.

artig gekrümmten Abschnitt. Aus letzterem entstehen durch weitere Theilungen zwei Oberhautzellen; ersterer wird zur Initiale. Diese hebt sich nun nach und nach hoch über die Epidermisfläche empor. Und zwar wird dies dadurch erreicht, dass die innere (gegen die Axe gerichtete) und die unteren Partien der seitlichen (zur Oberfläche verticalen) Wände der Mutterzelle sich von den entsprechenden Membranen der Nachbarzellen loslösen. Wenn dann letztere infolge des Wachsthums auseinander weichen, wird die bisher stark gewölbte Unterwand der Initiale gestreckt oder gespannt und diese selbst dadurch emporgetragen. Die Wandtheile, durch welche die Mutterzelle dann noch mit der Epidermis verbunden bleibt, bilden einen trichterartig nach oben geöffneten Ring, auf welchem sie bei weiterer Grössenzunahme immer mehr über die Stammfläche hinaussteigt. Währenddessen bilden sich auch die Schliesszellen und füllen sich ganz und gar mit grossen Chlorophyllkörnern, während die Epidermis von solchen frei erscheint. Die Spaltöffnung wächst übrigens noch bedeutend und erreicht schliesslich eine Grösse, welche diejenige aller später noch in der Nachbarschaft entstehenden weit überragt. Ebenso dauert ihre Erhebung fort, bis sie fast vollständig über der Epidermis steht. Ein so ausgeprägtes Hervorstehen der Stomata über die Nachbarzellen ist im Pflanzenreiche selten. Es findet sich, soweit mir bekannt, nur bei *Aneimia fraxinifolia* in ähnlicher Ausbildung[1]).

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen beginnt das Meristem an der betreffenden Stelle des Blattpolsters sich langsam in Rindengewebe und Sclerenchymring zu differenziren. Unter dem Stoma unterbleibt aber in einer spaltenförmigen Partie die Anlegung von Sclerenchymfasern. Das Gewebe bleibt hier parenchymatisch und setzt sich in das Grundparenchym fort. Wenn später die Sclerenchymelemente sich zu Fasern verlängern, müssen sie, wie das im Tangentialschnitt zu sehen ist, diesem inzwischen an Volumen gewachsenen Gewebe im Bogen ausweichen.

Ist die Bildung der Spaltöffnung beendet, dann treten in dem unter ihr liegenden Parenchym Theilungen auf, welche zur Entstehung eines auffallend kleinzelligen Gewebes führen. Sie pflanzen sich ausserordentlich schnell auf die ganze den Sclerenchymspalt ausfüllende Zellmasse und axenwärts auch noch auf einen calottenartig unter den inneren Rändern des Sclerenchymspaltes liegenden Theil des Grundparenchyms fort. Die Theilungen finden ohne wesentliche Vergrösserung der Mutter- oder Tochterzellen statt. Jede der ersteren zerfällt dabei in 6—8 Zellen, die sich sofort zur Kugelgestalt abrunden, sich dabei aber nicht völlig von einander trennen, sondern durch mässig grosse, kreisrunde Flächen mit einander verbunden bleiben. Infolge der Volumzunahme dieses kleinzelligen »Kugelgewebes« wird das darüberliegende Epidermisstück kuppelförmig nach aussen vorgewölbt.

Während dieser Vorgänge entstehen auf der emporgehobenen Oberhaut neben der ersten grossen Spaltöffnung nach und nach zahlreiche kleiner bleibende. Ihre Bildung erfolgt in der oben beschriebenen Weise. Es werden oft über 20 Stomata auf einem solchen Fleck gebildet, deren Schliesszellen wie die der erst entwickelten mit grossen Chlorophyllkörnern vollgepfropft sind, während die übrige Rinde noch farblos erscheint. Wenn die Entwickelung sämmtlicher Spaltöffnungen vollendet ist, hören auch die Theilungen in dem darunter liegenden, kleinzelligen »Kugelgewebe« auf.

Das so entstandene Gebilde ist nichts anderes als ein Analogon der oben erwähnten

[1]) Strasburger, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrb. Bd. V. Taf. 38. Fig. 57.

Spaltöffnungsstreifen des Blattstieles. Es stellt gegenüber den zerstreut liegenden Spaltöffnungen mit gewöhnlichen Athemhöhlen, wie sie sich an den meisten jungen dicotylen Zweigen finden, eine höhere Stufe der Differenzirung dar, indem hier die einzelnen Ausgänge des Durchlüftungssystems jedesmal auf einen relativ kleinen Raum zusammengedrängt, die einzelnen Athemhöhlen zu einem reich verzweigten Intercellularsystem vereinigt sind. Statt zahlreicher, zerstreuter, kleiner, sind so wenige, in bestimmter Weise angeordnete, grosse Ventile geschaffen, durch welche das innere Gewebe des Stammes (resp. Blattstieles) mit der Atmosphäre communicirt. Die Bildung der Blattöffnungsstreifen, mit anderen Worten, diejenige des Kugelgewebes unter den Spaltöffnungen, bedeutet also eine andere Organisationsstufe der Ausführungswege des Durchlüftungssystems, als die gewöhnlichen zerstreuten Spaltöffnungen mit einfacher Athemhöhle darstellen.

Ich betone das deshalb, weil die Spaltöffnungsstreifen — der Blattstiele — von O. L. Müller[1]) schlechtweg als Jugendzustände der Grübchen betrachtet wurden, wobei zudem unberücksichtigt blieb, dass zwischen dem Abschluss der Spaltöffnungsstreifen und der Anlage der Grübchen ein langer Zeitraum liegt, in welchem die Streifen unverändert bleiben.

Dasselbe gilt, worauf ich bei dieser Gelegenheit hinweisen möchte, bei ähnlichen Organen auf jungen Dicotylenzweigen. Es sind dies die kleinen weissen, in jeder Lenticellen-Arbeit erwähnten Flecken[2]), mit ein oder mehreren Spaltöffnungen, die bisher immer einfach als Jugendstadien der Lenticellen beschrieben wurden. Wie unrichtig das ist, sieht man schon daran, dass dieselben z. B. bei *Ilex aquifolium* und *Cornus alba* zwei bis drei Jahre unverändert functioniren, ehe sich aus ihnen die Lenticellen entwickeln. Auch hier bedeutet also die Füllzellbildung eine Vervollkommnung des Intercellularsystems und die oft so auffälligen weissen Streifen sind als abweichend differenzirte Spaltöffnungsapparate anzusehen.

Die Vollendung der in Rede stehenden Spaltöffnungsstreifen fällt in die früheste Jugend des betreffenden Stammtheiles. Die sämmtlichen bisher beschriebenen Vorgänge spielen sich ab während des Zeitraumes, welcher verstreicht von der ersten Hervorwölbung der Blattanlage bis zu der Ausbildung der etwa $1^1/_2$ cm hohen Blattspirale, an deren basalem Saum die Streifen liegen. Letztere sind also am Stammscheitel gänzlich verdeckt durch die Basen der älteren Blätter und die langen, dicht aneinander liegenden Schuppenhaare. Sie sind im Gegensatz zu denjenigen des Blattstieles nur kurze Zeit in Function. Dann beginnt ihre theilweise Zerstörung und damit die nun zu besprechende Anlage der Grübchen.

Diese wird eingeleitet durch Braunfärbung und Absterben der grössten, erstgebildeten, darauf der übrigen Spaltöffnungen. Die Epidermis und die oberen Kugelzellen hören auf sich zu vergrössern. Letztere werden, dem Zug der weiterwachsenden Nachbargewebe folgend, von der Epidermis und von einander losgerissen. Damit beginnt die Differenzirung des Kugelgewebes in die eingangs genannten drei Schichten.

Die Zellen der ersten, der Aussenschicht, welche bis in die äussere Oeffnung der Sclerenchymdurchbrechung reicht, beginnen unter schwacher Bräunung abzusterben. Häufig bleiben sie noch eine Zeit lang durch die Tüpfelflächen mit einander verbunden.

---

[1]) l. c. S. 35 und 36.

[2]) Ausführlich werden dieselben bei Trécul, Remarques sur l'origine des lenticelles. Compt. rendus. T. 73. 1871, abgehandelt.

Infolgedessen werden beim Weiterwachsen des Stammes ihre an diese grenzenden Membrantheile, besonders in der Richtung der Axe, zu langen Hälsen ausgezogen, die Zellleiber selbst etwas gestreckt. Später schrumpfen sie mehr und mehr zusammen, so dass zwischen Epidermis und Aussenschicht eine grosse Lücke entsteht. Erstere wird also hier nicht wie bei den Lenticellen der Dicotylen durch das Kugelgewebe in die Höhe gehoben und gesprengt, sondern reisst infolge der durch das Längenwachsthum des Stammes hervorgerufenen Spannung mit einem Querriss auf. Ebenso wird das Gewebe der Aussenschicht zerklüftet; die absterbenden Zellen schrumpfen zusammen und zerfallen, wodurch dann die von aussen sichtbare grübchenartige Vertiefung hervortritt.

Die Schutzschicht, durch das Zerreissen der Epidermis und der Aussenschicht zerstörenden Einflüssen der Atmosphäre ausgesetzt, beginnt nun sich mit besonderer Widerstandsfähigkeit auszurüsten. Ihre Zellen erfahren Veränderungen, welche erstens in einer Verdickung der Membranen, zweitens in einer chemischen Umwandlung derselben bestehen. Im Verlaufe des ersten Processes werden allmählich drei Membranlamellen sichtbar. Von diesen sind die äussere und innere immer gleich dünn, während die mittlere, je tiefer die Zellen gelegen sind, umsomehr an Mächtigkeit zuzunehmen scheint. Bei den acht bis zehn innersten Reihen dauert diese Verdickung zeitlebens und kann bis fast zum Schwinden des Lumens führen. Auch die »Tüpfelplatten« verstärken sich dabei in gleichem Maasse, wodurch die auffallenden Tüpfel zu Stande kommen. Die chemische Veränderung der Membranen ist unabhängig von der Verdickung, erfolgt aber ungefähr zu gleicher Zeit. Ihr Beginn giebt sich durch eine Gelbfärbung der Zellen zu erkennen. Diese tritt — nach dem Zerreissen der Epidermis — an zerstreut liegenden Elementen auf, verbreitet sich aber bald, gleichmässig von aussen nach innen vorschreitend, über alle Bestandtheile des Gewebes. Das Gelb geht in Braun, zuletzt in Schwarz über. Alle drei Lamellen werden gleichmässig von der Färbung ergriffen. Mit dieser ist eine ausserordentliche Widerstandsfähigkeit gegen Einwirkung chemischer Agentien verbunden. Von Säuren werden sie gar nicht angegriffen, und auch Aetzalkalien rufen nur kaum merkbare Veränderungen an ihnen hervor. Der Farbstoff wird wohl zu den von S. Walter analysirten und zu den Phlobaphenen (Gruppe der Huminsubstanzen) gestellten Verbindungen gehören[1]. Als letzte im Laufe der Entwickelung an den besprochenen Zellen auftretende Bildungen sind schliesslich noch die Intercellularstäbchen zu erwähnen, über die bereits oben gesprochen ist. Zu bemerken ist hier nur noch, dass dieselben in gleicher Weise und zur selben Zeit wie die zugehörigen Membranen, erst gelbe, dann braune oder schwarze Färbung annehmen.

Die Zellen des nun zu schildernden dritten Theiles des Grübchengewebes, der Uebergangsschicht, erfahren nach dem Zerfall der Epidermis des Spaltöffnungsstreifens nur geringe Umwandlungen. Sie nehmen verhältnissmässig wenig an Volumen zu und verdicken ihre Membranen nur schwach, wobei jedoch ebenfalls noch drei Lamellen erkennbar werden. Gleichzeitig entsteht, ebenso wie in der Schutzschicht, ein sehr dichtes, hier aber farbloses Geflecht feiner Intercellularstäbchen.

Die Beendigung aller bis jetzt beschriebenen Vorgänge, von der fortdauernden Verdickung und Verfärbung der betreffenden Zellen abgesehen, fällt mit dem Absterben des Blattes zusammen.

---

[1]) S. Walter, Die braunwandigen, sclerotischen Gewebeelemente der Farne mit besonderer Berücksichtigung der sogenannten »Stützbündel« Russow's. Bibliotheca botanica. Heft 18. Cassel 1890.

Die Blattstielgrübchen[1]) besitzen im Wesentlichen denselben Bau wie die Stammgrübchen. Der Unterschied zwischen beiden beruht nur darauf, dass die einen mit dem Blatt abfallen, die anderen dagegen am Stamm erhalten bleiben und sich dabei noch weiter ausbilden. Wie wenig scharf die Grenze zwischen beiden ist, sieht man daran, dass es vorkommt, dass ein Grübchen gerade auf der Grenze zwischen Blatt und Stamm liegt und daher zum Theil mit dem Blattstiel zu Grunde geht, zum Theil mit dem Stamm weiterlebt.

Die Spaltöffnungsstreifen, auf welchen die Grübchen auftreten, liegen bei *A. excelsa* in einer schwachen, an der Seite des Blattstieles entlang laufenden Furche. Sie sind spindelförmig, 0,5—2 cm lang und schwach vorgewölbt. Sie erscheinen hellgrün oder weisslich und heben sich von der dunkelgrünen oder -braunen Epidermis scharf ab. Durchschnittlich liegen sie 1 cm von einander entfernt, selten dicht an einander. Langsam an Grösse abnehmend, setzen sie sich vom Blattstiele aus bis fast an das Ende der Rachis fort. Diejenigen Gliederstücke, in denen sich die letzten Streifen finden, sind am oberen Ende geflügelt, die dann noch folgenden besitzen durchgehende Blattflügel. Diese zeigen Spreitencharaktere und sind demgemäss auf ihrer Ober- und Unterseite dicht mit Spaltöffnungen besetzt. Die Streifen gehen auch auf die Seitenstrahlen der Spreite über. In den Winkeln, welche Haupt- und Seitenstrahlen mit einander bilden, verbreitern sie sich zu grossen, dreieckigen Flecken. Im Uebrigen verhalten sich diese Seitenfiedern bezüglich der Grösse und Vertheilung der Streifen wie das Ende der Hauptspindel. Bei älteren Blättern sind meistens die untersten Spaltöffnungsstreifen ihrer ganzen Ausdehnung nach schwarz gefärbt und eingesenkt. Seltener sind alle Streifen bis zur Spreite hin in gleichem Maasse umgebildet. Vielmehr ist an den höher gelegenen Streifen meist nur der mittlere Theil der Epidermis eingerissen und gebräunt. An den letzten Streifen tritt auch dies nicht ein, und die Epidermis bleibt überhaupt unversehrt.

Die typischen Blattstielgrübchen sind, kurz gesagt, auf einer frühen Stufe der Entwickelung stehen gebliebene Stammgrübchen. Die Differenzirung in drei Schichten tritt bei ihnen schärfer hervor als bei letzteren, da auch die Zellen der Aussenschicht hier zum grössten Theil erhalten bleiben (Fig. 5 *a*, *b*, *c*).

Der Hauptunterschied zwischen beiden Arten von Grübchen liegt in der Schutzschicht (Fig. 5 *b*). In dieser sind nämlich hier sehr weite Luftgänge vorhanden, da die Aussenwände der betreffenden Zellen nur nadelförmige Intercellularstäbchen, nicht die dichte Füllmasse aus Stäbchen wie dort ausbildet. Ferner sind alle Elemente dieses Gewebes gleichmässig gestaltet und bei weitem nicht so stark verdickt wie bei jenem. Die Uebergangsschicht besteht auch hier aus Zellen mit farblosen, dabei aber verhältnissmässig dicken Membranen, die zerstreute, nadelförmige Stäbchen auf ihrer Aussenfläche tragen.

Ueber die Entwickelung der Blattgrübchen ist nichts weiter zu sagen. Sie beginnt wie diejenige der basalen Grübchen mit dem Zerfall der Spaltöffnungsstreifen und wird nur in einem frühen Stadium unterbrochen.

---

[1]) Dass die Blattgrübchen in allen Fällen normale Bildungen sind, möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten, da ich sie mehrmals an völlig gesunden Exemplaren, welche längere Zeit im Freien gestanden hatten, vermisste. An Treibhauspflanzen ist diese Frage aber kaum zu entscheiden, und es muss, vor allem weil J. Scott (l. c.), der die Cyathaeaceen in ihrer Heimath untersucht hat, die Grübchen überall mit abgebildet hat, das Ausbleiben der Grübchenbildung auf den Blattstielen vorläufig als Ausnahmefall angesehen werden.

Marattiaceen.

Unter den Marattiaceen zeigen nur die beiden Gattungen *Marattia* und *Angiopteris* den eben beschriebenen ähnliche Grübchen. Wenigstens habe ich dieselben bei dem einzigen mir zur Verfügung stehenden Exemplar von *Kaulfussia* nicht gefunden; ebensowenig bei *Danaea*, von welcher Gattung ich jedoch nur Herbariumblätter untersuchen konnte.

Die Oberfläche des niedrigen, eiförmigen Stammes dieser Pflanzen wird ähnlich wie bei *Alsophila* von den spiralig angeordneten Resten der abgefallenen Blätter gebildet. Diese sind aber bei den Marattiaceen verhältnissmässig grosse, fleischige, mit Stipeln versehene Gebilde, welche zwar Jahre lang als Reservestoffbehälter am Stamm verbleiben, schliesslich aber doch absterben.

Unsere Grübchen finden sich hier an den Stipeln, den Blattbasen und den Blattstielen. An letzteren erscheinen sie als uhrglasförmig eingesenkte schwarze Flecke auf der Mitte der Spaltöffnungsstreifen, welche ziemlich gleichmässig um den ganzen Blattstiel vertheilt sind; an ersteren bilden sie sehr verschieden grosse, flache oder tiefere, unregelmässig auf den Stipulis angeordnete Vertiefungen. Sie sind an den jüngsten Stipulis infolge des Luftgehaltes des Gewebes weiss, an älteren gewöhnlich braun oder schwarz gefärbt.

Bei jungen und alten Pflanzen bieten die Grübchen in Form und Umfang einige Verschiedenheiten, weshalb ich beide getrennt behandeln werde.

Zur Untersuchung der jugendlichen Pflanze stand mir *Marattia Verschaffeltii* zur Verfügung, für das Studium der alten war ich auf abgeschnittene Blätter und Stipularstücke von *Angiopteris evecta*, daneben auf solche von *Marattia Cooperi*, *M. Weinmanniaefolia* und *M. aspera* angewiesen.

Marattia Verschaffeltii.

An den älteren, nach dem Abfall der Blätter zurückbleibenden Blattbasen stehen die fertigen Grübchen zerstreut auf den Stipulis und dem Rücken der zugehörigen Blattstieltheile. Ihre Oeffnungen sind oft kaum 1 mm gross, weshalb sie sehr versteckt auf der runzligen und warzigen Oberfläche liegen.

Sie stellen sich dar als kleinere oder grössere Vertiefungen, welche krug- oder schüsselartig in das Grundparenchym eingesenkt sind (vergl. Fig. 6).

Die Epidermis und das 3—4zellige lückenlose Rindengewebe in ihrer Umgebung bestehen aus stark verdickten und gebräunten Zellen, welche gegen die Grübchen keine besondere Abgrenzung zeigen.

In diesen findet sich eine am Boden 6—8, an den Seitenwandungen 2—3 Zellen starke Schicht kleiner, kugelförmiger, leichtgebräunter Zellen. Dieselben sind, wenn überhaupt, durch mässig grosse, dünne, kreisrunde Flächen mit einander verbunden. Tüpfel lassen sich in diesen nicht nachweisen. Die Membranen der Kugelzellen erscheinen durch warzenförmige Intercellularstäbchen gekörnelt. An der Grenze zwischen den Kugelzellen und dem Grundparenchym sieht man Theilungen in paralleler und senkrechter Richtung zur Wandung des Grübchens.

Das Grundparenchym ist aufgebaut aus grossen, abgerundeten, mit Intercellularen

versehenen Zellen. In die Intercellularen ragen sehr feine, fadenförmige, locker filzig miteinander verwebte Intercellularstäbchen hinein.

Die ersten Anlagen dieser sehr einfach gebauten Grübchen finden sich nur auf den jüngsten von der Knospe eingeschlossenen Stipulis und stellen sich als kleine, runde, weisse Flecken dar, die an älteren Stipeln sich etwas vergrössern und hellbraune Färbung annehmen. Ihre Entwickelung beginnt mit der Bildung einer »Spaltöffnung«. Diese erfolgt auf eine von dem gewöhnlichen Typus abweichende Weise. Eine durch nichts von ihren Nachbarn unterschiedene Dermatogenzelle beginnt sich durch das Hervortreten kleiner, ellipsoidischer, an den Seitenwänden liegender Chlorophyllkörner auszuzeichnen. Sie überholt die übrigen Schwesterzellen bald an Grösse und zerfällt direct durch eine zur Epidermisfläche senkrechte Wand in zwei Hälften. Diese füllen sich dann sehr schnell mit den eben genannten Chlorophyllkörnern, welche sich stark vergrössern, Kugelgestalt annehmen und reichlich Stärkekörner umschliessen. Zwischen ihnen kommt es nun aber in der Folge nur äusserst selten zu normaler Spaltenbildung. Vielmehr erweisen sie sich in den meisten Fällen als obliterirende Spaltöffnungsanlagen, indem sie fest mit einander verbunden bleiben, also nicht zu Schliesszellen werden. Es liegt somit hier eine ähnliche Rückbildungserscheinung vor, wie die von Haberlandt[1]) für die Spaltöffnungen an den Kapseln von *Sphagnum acutifolium* beschriebene. Doch ist dieselbe in unserem Falle insofern interessanter, als die Anlagen der Stomata sich nicht damit begnügen, auf irgend einer Entwickelungsstufe stehen zu bleiben, sondern meistens zu Neubildungen unregelmässiger Art schreiten, indem sich die »Schliesszellen« durch Auftreten von 1—3 zur Epidermisfläche senkrechten, parallelen oder beliebig schräg gerichteten Wänden zu kleinen Zellflächen oder -Körpern umbilden (Fig. 8).

Während der Entwickelung dieser »Spaltöffnung« entsteht in einem unter ihr liegenden, zur Oberfläche senkrechten, umgekehrt trichterförmigen Gewebetheil durch geringe Abrundung der Zellecken und Kanten ein engadriges Intercellularsystem. Dasselbe durchsetzt das ganze lückenlose Rindengewebe, reicht bis zu dem, das grosszellige Innere der Stipula durchziehenden, auf gleiche Weise gebildeten Intercellularsystem und verbindet so die »Spaltöffnung« mit letzterem.

Beim Weiterwachsen treten in den unter der Spaltöffnung liegenden Zellen Theilungen auf, welche sich langsam nach allen Seiten hin fortpflanzen und zur Bildung eines kleinzelligen Gewebes von kugeliger oder ellipsoidischer Umgrenzung führen. Diese Zellen runden sich ab (»Kugelzellen«), und bleiben nur durch kleine, kreisförmige Flächen mit einander verbunden. Sie sind plasmareich, enthalten aber verhältnissmässig wenig Chlorophyll; und zwar besteht letzteres aus länglichen Körnchen, welche auffallend kleiner als die runden Körner der »Spaltöffnung« sind. Von der äusseren Membranfläche dieser Zellen wachsen meist kleine warzige Intercellularstäbchen empor. Die Intercellularen sind stets, also auch unter obliterirten Spaltöffnungen, mit Gasen gefüllt. Von aussen erscheint daher die Oberhaut an dieser Stelle als schneeweisser Fleck, in dessen Mitte die leuchtend grüne Spaltöffnung liegt. Wir haben hier ein Analogon der Spaltöffnungsstreifen von *Alsophila* vor uns, jedoch mit dem Unterschied, dass 1. immer nur eine Spaltöffnung angelegt wird, und 2. in den meisten Fällen infolge der Rückbildung dieser Functionsverlust eingetreten ist.

[1]) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, V. Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporangien. Pringsh. Jahrb. Bd. XVII. 1886.

Wie dort die Spaltöffnungsstreifen schon an dem noch völlig embryonalen Stammscheitel liegen, finden sich auch hier diese Flecke sammt den dunkelgrünen Spaltöffnungen schon an den innersten von der Knospe eingeschlossenen Stipulis (Fig. 7). Sie bleiben in der eben geschilderten Form erhalten, bis die Stipulae bei weiterer Ausbildung sich aus der Knospe entfalten. Dann erst beginnt die Anlage der uns hier hauptsächlich interessirenden Grübchen.

Diese wird wiederum wie bei *Alsophila* durch theilweisen Zerfall des Streifengewebes eingeleitet und zwar folgendermaassen:

Die Epidermis stirbt ab. Die »Spaltöffnung« und die eine oder andere Zelle der Umgebung bräunen sich, schrumpfen ein, und schliesslich reisst die Oberhaut mit einem gewöhnlich durch die Spaltöffnung gehenden Riss aus einander; natürlich unter der Einwirkung der sich dehnenden Umgebung. Die gleiche Spannung reisst die Kugelzellen theilweise aus einander, so dass eine trichter- oder krugförmige Vertiefung in ihnen entsteht. Die an diese grenzenden Zellen nehmen schwach braune Färbung an — der Anfang einer ähnlichen Humificirung wie bei *Alsophila* — und zerfallen später allmählich unter dem Einfluss der Atmosphärilien. Die so zu Grunde gehenden Elemente werden schneller oder langsamer von innen her durch neu entstehende Kugelzellen ersetzt. Diese sind aber nicht auf ein reguläres Phelloderm zurückzuführen, wie man wohl meinen könnte, sondern werden in der Weise gebildet, dass die an der Grenze zwischen Grundparenchym und Kugelgewebe liegenden Zellen sich durch eine zu dieser Grenzfläche mehr oder weniger parallele Wand theilen. Dann runden sich die Tochterzellen ab und werden entweder unter geringer Grössenzunahme direct zu Kugelzellen, oder sie zerfallen gleichzeitig oder nach einander durch zur vorigen parallele oder senkrechte Wände in neue Abschnitte, welche sich gleichfalls kugelig abrunden. Noch während eine Zelle derart im Zerfall begriffen ist, beginnt die nächstangrenzende des Grundparenchyms sich ebenso zu theilen etc. Die Theilungen greifen also auf immer weiter rückwärts anliegende Zellen zurück, wodurch der Umfang des Organs allmählich zunimmt. Jedoch ist zu bemerken, dass sie von vorn herein sehr langsam vor sich gehen und mit zunehmendem Alter noch viel träger erfolgen. Daher kommt es, dass die Volumzunahme der Grübchen bis zum Absterben der Stipulae im Ganzen unbedeutend ist. Die ringsum an die Mündung des Grübchens stossenden, gleich unter der Epidermis liegenden Zellen werden frühzeitig verdickt und gebräunt und zerfallen nicht weiter. So erhält das sich vergrössernde Grübchen krugförmige Gestalt mit verhältnissmässig enger Oeffnung gegen die Atmosphäre.

Blattstielgrübchen kommen bei jungen Pflanzen nicht vor. Auf den Blattstielen der jugendlichen *M. Verschaffeltii*, sowie der übrigen von mir untersuchten gleichaltrigen Marattiaceen fehlten sogar sowohl Spaltöffnungsstreifen, als auch Spaltöffnungen überhaupt.

Für die Verhältnisse an alten Pflanzen bietet das beste Beispiel:

Angiopteris evecta.

Ehe ich auf die Grübchen dieser Pflanze näher eingehe, muss ich kurz einige zum Verständniss des Folgenden nothwendige Erläuterungen über den Bau ihrer Blattstiele geben. Diese gliedern sich von unten nach oben in drei Abschnitte: 1. die nach dem Blattabfall zurückbleibende Blattbasis mit den Stipulis, 2. das keulenförmig angeschwollene Verbindungsglied zwischen dieser und dem eigentlichen Blattsiel, 3. den eigentlichen Blattstiel.

Von den anatomischen Bestandtheilen dieser Organe kommen hier nur das Grundparenchym und Rindengewebe in Betracht. Ersteres besteht in allen drei Fällen aus isodiametrischen bezw. etwas gestreckten Elementen, welche verhältnissmässig grosse Intercellularen zwischen sich frei lassen, deren Vorhandensein sich leicht an den kreuz und quer hindurchgewachsenen Intercellularstäbchen erkennen lässt[1]). In der Blattbasis sind diese Zellen vollgepfropft mit riesigen Stärkekörnern, ein Zeichen, dass diese umfangreiche Gewebemasse als Reservestoffbehälter fungirt.

Das Rindengewebe besteht an dem axialen Theil der Blattbasis aus drei Schichten, deren Zellen sich durch ihren geringeren Durchmesser, den Mangel an Stärkekörnern und das vollständige Fehlen von Intercellularen von dem Grundparenchym scharf abheben. Zu innerst liegt eine Sclerenchymschicht (Fig. 9), darüber Rindenparenchym und als Abschluss gegen die Atmosphäre eine Lage von Zellen mit humificirten Wandungen (Fig. 9*p*). Der sclerenchymatische Charakter der ersteren ist nur schwach ausgeprägt; die Fasern sind verhältnissmässig kurz, weitlumig und wenig verdickt. Deshalb ist auch diese Schicht, zumal sie den Stipularflügeln in der That abgeht, von Costerus ganz übersehen worden[2]). Ueber das Rindenparenchym, welches eine etwa doppelt so dicke Lage bildet wie die eben genannten Zellen, ist nichts weiter zu sagen.

Dagegen muss ich etwas ausführlicher auf den Bau der äussersten humificirten Schicht eingehen und zwar deshalb, weil derselbe, in ähnlicher Weise wie bei den Lenticellen der Dicotylen, mit demjenigen des Grübchengewebes oft so sehr übereinstimmt, dass eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht zu existiren scheint[3]). Ausserdem wird sich bei dieser Gelegenheit zeigen, dass diese von Costerus[4]) als Phelloderm bezeichnete Schicht, sowie die entsprechenden von Potonié[5]) zum Kork gerechneten Zellen der Blattstielgrübchen von echtem Kork sehr abweichende Beschaffenheit zeigen, die angeführten Bezeichnungen also nicht verdienen.

Wenn das Blatt entfaltet ist, ist die »Blattbasis« gewöhnlich noch vollständig von der Epidermis bedeckt. Die Wände derselben sind jedoch zu dieser Zeit etwas verdickt, lassen drei Lamellen erkennen, welche braun oder schwarz gefärbt und in derselben Weise chemisch verändert sind, wie die später unter der Oberhaut entstehende humificirte Schicht. Entfernt man zur Untersuchung dieser chemischen Umwandlung den braunen Farbstoff durch Behandlung mit Javelle'scher Lauge, so bemerkt man, dass sich die innerste Lamelle der Membran loslöst und als geschrumpfter Schlauch im Innern der Zelle liegt. Die Mittellamelle und die noch mit ihr innig verbundene secundäre Schicht zeigen Cellulose-Reaction. Der innere Schlauch ist derjenige Theil der Membran, welcher das korkähnliche Verhalten verursacht. Mit J und H_2SO_4, sowie mit Chlorzinkjod färbt er sich intensiv braungelb, mit Chlorophyll grün, mit Alkanin roth. In Chromsäure ist er unlöslich. Soweit stimmt das Verhalten des Schlauches mit demjenigen der Suberinlamelle des echten Korks überein. Die beiden Hauptreactionen von Höhnel's aber, die Kali- und die Cerinsäurereaction, finden nicht statt. Bei ersterer ist kein Auftreten einer körnigen Structur zu erkennen,

---

[1]) Vergl. Luerssen's Abbildung in Bot. Zeitung 1873. Taf. VI, Fig. 7 und Schenk, l. c. Taf. IV.

[2]) Auch Harting erwähnt in seiner ausgezeichneten Beschreibung von Angiopteris nichts dergleichen.

[3]) Eine Thatsache, auf die auch Klebahn, l. c. S. 562 bei der Durchsicht der Costerus'schen Präparate hinweist.

[4]) J. C. Costerus, Het wezen der Lenticellen etc. S, 36.

[5]) H. Potonié, Anatomie der Lenticellen der Marattiaceen. Jahrb. des botan. Gartens zu Berlin. Bd. I. S. 308.

bei letzterer entstanden zwar aus dem Schlauche farblose Kügelchen; dieselben waren aber in Aether, Benzol, Chloroform und verdünnter Kalilauge unlöslich, stellen also keine Cerinsäure dar. Am bezeichnendsten ist jedoch das Verhalten des genannten Schlauches gegen H_2SO_4 conc. und zwar wieder nach Behandlung mit Eau de Javelle. Während sich echter Kork (*Quercus Suber* und *Cytisus Laburnum*) gleichfalls nach Entfärbung mit Eau de Javelle in H_2SO_4 conc. kaum merklich verändert, löst seine Substanz sich darin mit Leichtigkeit auf.

Die eben beschriebenen Reactionen lassen sich am besten an der Korkschicht der Blattstielgrübchen ausführen. Uebrigens ist zu beachten, dass sie insgesammt versagen, so lange der braune Farbstoff noch vorhanden ist, ein Zeichen für die grosse Widerstandsfähigkeit desselben.

Diese Humificirung macht die Membranen zwar ausserordentlich widerstandsfähig; mit der Zeit unterliegen dieselben aber doch den Angriffen der Atmosphärilien, Bacterien und Pilze. Sobald nun die Aussenschicht aus diesem Grunde zu zerfallen beginnt, verdicken, bräunen und humificiren sich die zunächst unter ihr gelegenen Rindenzellen. Gleichzeitig treten in diesen 1—3, der Oberfläche mehr oder weniger parallele, zuweilen ausserdem ein oder zwei unregelmässig gerichtete Wände auf, die sich allmählich in derselben Weise wie die Membranen der Mutterzelle verändern. Solche Mutterzellen mögen Initialen heissen. Sie besitzen hier die Eigenthümlichkeit, die Theilungen nach einer gewissen Zeit einzustellen. Statt ihrer sind die axenwärts sie begrenzenden Rindenelemente zu Initialen geworden, die sich ebenfalls zu humificiren beginnen, sobald die vorhergehende Initialschicht von der Zerstörung ergriffen wird. Ebenso geht es mit den folgenden Zellen. In dem gleichen Maasse also, wie von aussen nach innen die Desorganisation fortschreitet, rückt die Umbildung von Rindenparenchymzellen zu Initialen gegen die darunter liegende Sclerenchymschicht vor. An manchen Stellen finden sich kleine Abweichungen. Die Initialen zerfallen hier durch ein oder zwei zur Epidermis ungefähr senkrechte, vor allem aber durch sehr zahlreiche, zu letzterer parallele oder schräg gerichtete Wände in langgestreckte, aus sehr verschiedenartigen, unregelmässigen Abschnitten bestehende Zellcomplexe. Diese Formen der Ausbildung trifft man nicht selten in unmittelbarer Nähe der Grübchen, ausserdem an solchen Stellen, wo die Desorganisation besonders intensiv erfolgt.

Fassen wir nun die wesentlichen Unterschiede dieser humificirten Schicht von dem echten Kork zusammen, so ergiebt sich:

1. Die Zellen unseres Gewebes sind nicht wie bei typischem Kork in zur Oberfläche senkrechten Reihen angeordnet, sondern bilden ein ganz unregelmässiges Gewebe.

2. Es ist hier nicht eine einfache initiale Schicht im Sinne de Bary's[1]) vorhanden, sondern die Theilungen treten successive in mehreren unter einander liegenden Zellen auf.

3. Die Theilwände werden nicht in bestimmter Reihenfolge, wie im Phellogen, sondern unregelmässig d. h. in beliebigen Abschnitten einer Initiale in unbestimmter Aufeinanderfolge gebildet.

4. Die humificirte Lamelle der hierhergehörigen Zellwände ist nicht wie beim Kork, die mittlere, sondern die innere der drei Membranschichten.

---

[1]) De Bary, Vergleichende Anatomie. S. 118.

5. Diese löst sich in H_2SO_4 conc. sehr leicht, während die echte Suberinlamelle darin unlöslich ist.

Wegen ihrer bedeutenden Abweichung von dem echten Kork sowohl als von dem korkähnlich gebauten, aber unverkorkten Phelloid[1]) werde ich derartigen Geweben des weiteren den Sondernamen »Pseudophelloid« beilegen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Beschreibung der Anatomie des Blattstieles zurück. Der im Vorhergehenden näher geschilderte axile Theil der Blattbasis geht einerseits allmählich in die Stipularflügel über, wobei sich der Bau des Rindengewebes nur insofern ändert, als zuletzt die Ausbildung einer Sclerenchymschicht in demselben unterbleibt, andererseits ebenso schrittweise in den keulenförmigen Theil des Blattstiels. Hier bleiben die drei Lagen der Rinde erhalten; die innerste aber ist — aus mechanischen Gründen — bedeutend verstärkt, und die äusserste, die Pseudophelloidschicht, nur wenige Zellen stark und schwach humificirt. An vielen Stellen ist die Epidermis über den Initialen noch unversehrt. An dem eigentlichen Blattstiel schliesslich wird überhaupt kein Pseudophelloid mehr gebildet, d. h. die normale Epidermis bleibt überall erhalten. Auch hier besteht die Rinde im Uebrigen aus Sclerenchymmantel und Rindenparenchym.

Der Hauptunterschied zwischen Blattbasis und Blattstiel beruht also, abgesehen von der verschiedenen Lebensdauer, darin, dass erstere von einem langsam gegen das Grundparenchym vorrückenden Pseudophelloid, letztere dagegen von einer echten Epidermis bedeckt ist. Der keulenförmige Abschnitt des Blattstieles ist als Uebergangsglied von keinem der beiden anderen scharf getrennt. Diese Verhältnisse kommen, wie wir sehen werden, auch beim Bau des äusseren Gewebes der verschiedenen Grübchen, zu deren Vertheilung auf der Pflanze wir jetzt übergehen wollen, zum Ausdruck.

Betrachten wir zuerst diejenige auf den sich entfaltenden Blättern; denn, um das im Voraus zu bemerken, nur hier besitzen sie, im Gegensatz zu den älteren Blattstielen, eine besondere Function. So lange die Blattanlagen noch vollständig von den Stipularflügeln bedeckt sind, ist mit blossem Auge noch keine Spur unserer Organe zu finden. Sobald sie aber soweit entwickelt sind, dass Theile des eingerollten Blattstieles zwischen den Stipeln zum Vorschein kommen, treten sie sehr auffällig in die Erscheinung. Unten auf dem Rücken der Blattbasis bilden sie ca. 0,5 cm grosse, 1—2 mm tiefe, rundliche Grübchen, welche mit einem schneeweissen, lockeren, durch unregelmässige Spalten zerklüfteten Gewebe gefüllt sind, das sich durch seine Färbung scharf von der schwarzen Rinde abhebt. Ihr lappiger Rand scheint auf Entstehung durch Zerreissen des Pseudophelloids hinzuweisen. Die Blattstielbasis aufwärts nehmen sie fast plötzlich sehr stark an Grösse ab, sie treten ca. 10 cm über den letzten grösseren Grübchen nur noch als 0,5—1,5 mm grosse Pünktchen zwischen den zottigen Schuppenhaaren hervor. Auch beim Uebergang auf die Stipularflügel verkleinern sie sich in gleicher Weise, so dass sie an derem Rande kaum noch stecknadelkopfgross sind.

Wo der eigentliche Blattstiel zwischen den auseinanderweichenden Flügeln der Stipula sichtbar wird, sieht man, dass sie hier gleichfalls vorhanden sind als 0,5—1 mm grosse weisse Fleckchen, welche auf den freien Seiten des Blattstiels zwischen den glatt angedrückten feinen Schuppenhaaren zerstreut liegen.

Auf älteren Blättern bieten sie ein ganz anderes Bild. Die grössten sind hier

[1]) v. Höhnel, Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1877. Abth. I. Bd. 76.

auf der Blattbasis braune, fast kreisrunde und scharf umgrenzte flache Vertiefungen von mehr als 1 cm Durchmesser. Ihr Boden bildet eine glatte, dichte Fläche. Die kleineren auf den Stipularflügeln sind gebräunt, sonst wenig verändert. Auf dem übrigen Theil des Blattstiels sind sie nur wenig grösser als die erwähnten weissen Pünktchen; zeigen aber eine glatte, glänzend schwarzbraune Oberfläche. Ferner sieht man jetzt, dass auf dem keuligen Theil des Blattstiels über und unter ihnen kleine helle Flecken auftreten, die weiter oben parallel zur Blattaxe ausgezogen sind zu 0,5—1,5 cm langen Spaltöffnungsstreifen, welche sich in der Lamina bis in die äussersten Gliederstücke langsam an Grösse abnehmend fortsetzen. Die Grübchen werden auf den letzten Streifen immer kleiner und fehlen schliesslich vollständig.

Wie die braunen Grübchen aus den weissen entstehen, lässt sich sehr gut an verschieden alten Blättern verfolgen. Das weisse Füllgewebe der letzteren verwittert, ihre an die Atmosphäre stossende Aussenfläche wird glatter, fester und nimmt braune Färbung an. Ihr Rand bildet allmählich eine regelmässige, scharf umgrenzte Linie, ihr Boden vergrössert sich passiv mit dem Wachsthum des betreffenden Blatttheils. Dass ihre Vergrösserung wirklich unselbstständig ist und nicht, wie Costerus annimmt, durch Umsichgreifen der Phellogenbildung verursacht wird, folgt schon daraus, dass sie 1. auf dem Rand der Stipula, welcher sich nicht weiter verändert, klein bleiben; 2. auf dem Rücken der Blattbasis, der sich am meisten dehnt, am grössten werden; 3. hier, wo ihr Nachbargewebe nach allen Seiten hin gleichmässig wächst, kreisrund sind und, so lange sie noch zunehmen, durch einen in der Nähe ihrer Peripherie ringförmig verlaufenden Riss oder durch mehrere, ein regelmässiges Netz bildende Risse gefurcht sind; 4. dagegen an der Uebergangsstelle von der Blattbasis zur Stipula, wo das Wachsthum einseitig erfolgt, in die Länge gezogen und durch drei bis vier parallele Querspalten zerrissen sind; schliesslich 5. dass nach dem Abfall der Blätter ihre Vergrösserung mit derjenigen der Blattbasis vollständig aufhört.

An den von den Blattstielen befreiten Blattbasen ändern sie sich nur noch wenig. Ihre Abgrenzung gegen die Rinde wird immer undeutlicher, und die ältesten von ihnen sind höchstens noch an einer schwachen Einsenkung der Oberfläche zu erkennen.

Uebrigens ist betreffs ihrer Vertheilung an den Blattstielen noch Folgendes nachzuholen: die Spaltöffnungsstreifen, auf denen sie liegen, scheinen im Gegensatz zu *Alsophila* gleichmässig um den ganzen Stiel angeordnet zu sein. Bei näherem Zusehen bemerkt man jedoch immer eine mehr oder weniger ausgesprochene Bilateralität des Blattstiels bezüglich der Ausbildung und Zahl der Streifen. Am deutlichsten sind die Verhältnisse bei *M. Cooperi*, weshalb ich sie für diese statt für *Angiopteris* beschreiben werde.

Der Gegensatz zwischen Ober- und Unterseite des Blattstiels dieser Pflanze macht sich schon durch die verschiedene Vertheilung des Chlorophylls auf demselben bemerkbar. Die Oberseite ist dunkelgrün und reich, die Unterseite blass und arm daran. Auf dieser drängen sich besonders am unteren Ende des Stieles zahlreiche grosse Spaltöffnungsstreifen zusammen, welche am Anfang der Lamina sich mehr und mehr auf die Flanken der Rachis ziehen, seltener werden und zuletzt auch hier verschwinden. Sie sind, wie das Rindengewebe, in dem sie liegen, chlorophyllarm und tragen alle auf ihrer Mitte ein schwarzes Grübchen, merkwürdiger Weise aber neben diesem keine, höchst selten ein oder zwei Spaltöffnungen. Die chlorophyllreiche Oberseite dagegen hat nur an der Basis des Stieles wenige kleine, mit Grübchen versehene Spaltöffnungsstreifen. Dagegen ist das Gewebe dieser Streifen immer reich mit Chlorophyll erfüllt, und neben den Grübchen liegen auf der Epidermis des Streifens zahlreiche (20—40), grosse, mit Chlorophyll vollgepfropfte Spaltöffnungen. Gegen das obere Ende des Blattstieles werden diese Streifen schnell kleiner.

Sie schieben sich aber mehr und mehr zusammen, verlieren ihre scharfe Umgrenzung und fliessen zuletzt theilweise ineinander. Die Sclerenchymunterbrechungen unter ihnen verschwinden, sodass die Spuren des Streifengewebes nur noch an einem unregelmässigen, länglichen System weiter Intercellularräume unter der mit Spaltöffnungen besetzten Epidermis zu erkennen sind. Während also die oberen Streifen hauptsächlich den Assimilations-Gaswechsel für das Rindengewebe fördern, dienen die unteren — wie ich vorgreifend bemerken will — vornehmlich dem Athmungs-Gaswechsel für das innere Gewebe des Blattstieles.

Als interessante Einzelheit mag hier noch der scharfe Gegensatz von Rachis und Blattlamina in Bezug auf die Lage der Spaltöffnungen constatirt sein. Erstere trägt auf der Oberseite reichlich Spaltöffnungen, auf der Unterseite gar keine; bei letzterer dagegen fehlen dieselben auf der Oberseite, während die Unterseite ausserordentlich dicht mit ihnen besetzt ist.

Die geschilderte Bilateralität erinnert an ein ähnliches Verhalten der Lenticellen an horizontal wachsenden Zweigen mancher Dicotylen, welches von Haberlandt[1]) angeführt wird. Hier ist gleichfalls die Unterseite die von den Lenticellen bevorzugte; ein bedeutender Unterschied liegt aber darin, dass an denselben Zweigen die Spaltöffnungen um die Axe herum gleichmässig vertheilt sind, während sie hier vornehmlich auf der Seite liegen, wo die Spaltöffnungsstreifen fehlen.

Der Bau der Grübchen ist von den früheren Autoren nur unvollständig beschrieben, wir müssen denselben daher hier ausführlicher schildern.

Alle weissen Grübchen (Fig. 9) — die ich übrigens nur an eben entfalteten Blättern untersuchen konnte — stellen, allgemein gesagt, eine Unterbrechung des mehr oder weniger dicken, lückenlosen Rindengewebes durch Intercellularen besitzendes, meristematisches Parenchym dar. Querschnitte zeigen, dass sie auf der Blattbasis im Wesentlichen aus zwei verschieden dicken Gewebeschichten aufgebaut sind. Die Zellen der äusseren bilden etwa 10—20 Reihen; sie sind klein, kugelig abgerundet, meist mit einigen ihrer Nachbarzellen noch durch kreisrunde, ziemlich grosse Tüpfelflächen verbunden. Zwischen ihnen sind sehr weite Intercellularräume gelegen. Ihre Membranen sind dünn, farblos und dicht mit warzenförmigen Intercellularstäbchen besät. Die Zellen der inneren sind etwas grösser und gehen axenwärts allmählich in das Grundparenchym über (Fig. 9 *b*). Die Intercellularen zwischen ihnen sind bedeutend enger wie oben, die Aussenseite ihrer Membranen glatt. Die letztere Schicht verbindet also das kleinzellige äussere Kugelgewebe mit dem Grundparenchym und ist an der Blattbasis in allen Fällen gleich ausgebildet, gleichgültig ob ein Sclerenchymmantel vorhanden ist oder ob ein solcher — bei den Stipularflügeln — fehlt. Ich werde sie im Folgenden als Luftgewebe bezeichnen.

Den Bau der weissen Blattstielgrübchen habe ich nicht untersuchen können. Der Augenschein lehrt jedoch, dass ihre Aussenschicht derjenigen der oben beschriebenen Stipulargrübchen entsprechend gebildet ist.

Die braunen Stipulargrübchen älterer Blätter haben folgenden Bau: Zu innerst in dem Spalt des lückenlosen Rindengewebes liegen nur wenige Zellen, welche die eben genannte Luftgewebeschicht repräsentiren (Fig. 10 *c*). Ueber diesen folgen Zellen von rundlichem Umriss, welche durch ein oder zwei zu einander und zur Grübchenfläche senkrechte

[1]) G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1895. Abthlg. I.

und durch mehrere zur Oberfläche mehr oder weniger parallele Wände gefächert sind (Fig. 10 *b*) und in ähnlicher Weise, wie es oben (S. 17) für das Pseudophelloid beschrieben ist, auf der Innenseite durch Theilungen der Zellen des Luftgewebes in dem Maasse vermehrt worden, als sie aussen zur Bildung humificirter Zellcomplexe verwendet werden. Letztere (Fig. 10 *a* und 11 *a*) sollen im Folgenden als Schutzgewebe, erstere als Initialschicht bezeichnet werden. Die Zellcomplexe des Schutzgewebes schliessen meist dicht aneinander; in Tangentialschnitten bieten sie ganz unregelmässige Bilder, lassen aber nur ausnahmsweise vereinzelte Intercellularen erkennen. Zu bemerken ist, dass sich die Grenze zwischen dem Schutzgewebe des Grübchens und dem Pseudophelloid der Rinde oft kaum bestimmen lässt, besonders dann, wenn letzteres gleichfalls aus vielfach gefächerten, länglichen Initialen gebildet ist. Nur in Tangentialschnitten ist die Rinde leicht zu erkennen, da die einzelnen Elemente hier gleichmässig sind und immer gerade, gemeinsame Wände mit ungespaltener Mittellamelle besitzen, welche scharfe Winkel mit einander bilden. Dagegen stimmt das Schutzgewebe mit solchem Pseudophelloid, das bei Verwundungen gebildet wird, auch im Tangentialschnitt vollkommen überein.

Diese älteren braunen Grübchen sind mit den weissen durch zahlreiche ineinander übergehende Zwischenglieder verbunden, die wegen ihrer grossen Verschiedenheit unter einander bei der Untersuchung leicht irreführen können und wohl auch Costerus zu seiner abweichenden Erklärung veranlasst haben. Ich will im Folgenden die Hauptstufen derselben herausgreifen und sie ungefähr in der Reihenfolge aufzählen, wie sie in der Entwickelung auf einander folgen:

1. Die Zellen der Schutzschicht haben Gestalt und Grösse der Kugelzellen der weissen Grübchen behalten, sind aber durch eine oder zwei, zu einander parallele oder T-förmig aufeinander stehende dünne Wände getheilt, ausserdem leicht gebräunt und humificirt. Die Initialschicht ist verhältnissmässig stark, das Luftgewebe schon sehr reducirt.

2. Das Schutzgewebe besteht aus rundlichen oder eiförmigen Zellcomplexen, die im Allgemeinen aus je einer Initiale dadurch entstanden sind, dass dieselbe durch unregelmässig gerichtete Wände in verschieden grosse Abschnitte getheilt sind, deren freie Membranen sich zur Ausfüllung der anstossenden Intercellularen vorgewölbt haben (Fig. 9 *a*). Zwischen diesen Zellcomplexen sind auf Tangentialschnitten noch überall Intercellularen zu erkennen.

3. Die Zellcomplexe der Schutzschicht sind durch ein oder zwei zur Oberfläche senkrechte, hauptsächlich aber durch mehrere zu letzter parallele Wände getheilt (Fig. 11), so dass sie oft sehr regelmässige Zellreihen bilden, welche im Habitus an typische Lenticellen erinnern können. Die Zellcomplexe sind aber hier schon so dicht aneinander gedrängt und theilweise durch gemeinsame Membranen mit einander verbunden, dass wohl keine zusammenhängenden Intercellulargänge mehr vorhanden sind.

4. Schliesslich sind die Zellcomplexe so eng aneinander geschlossen, dass die Grenzen der ursprünglichen Initialen kaum mehr aus einander gehalten werden können.

Uebrigens schreitet diese Umbildung nicht immer gleichmässig auf der ganzen Fläche eines Grübchens vor, vielmehr kann man zuweilen in ein und demselben Gebilde zwei verschiedene Ausbildungsstufen neben einander antreffen. Auch darf nicht verschwiegen werden, dass ausnahmsweise die ganze Umwandlung unterbleiben kann und man noch auf den ältesten Stipeln Grübchen findet, deren Schutzgewebe wie das unter 1. geschilderte gebaut ist.

Wenden wir uns nun zu den braunen Blattstielgrübchen. Wie schon oben angedeutet, sind diese durch eine Reihe von Zwischengliedern mit den Stipulargrübchen

verbunden. Sie zeigen denselben Aufbau aus drei Schichten (Fig. 12*a*, *b*, *c*) wie jene, nur ist ihr Luft- und Schutzgewebe viel deutlicher von der Initialschicht abgehoben. Diejenigen, welche unten auf dem keulenförmigen Abschnitt des Blattes liegen, sind noch verhältnissmässig gross. Schutzgewebe und Initialschicht sind bei ihnen ausgebildet wie bei den unter 1. angeführten Grübchen; ihr Luftgewebe aber ist infolge der Verdickung des Sclerenchymcylinders umfangreicher geworden. An höher gelegenen Stellen dieses Blattabschnittes aber, wo das Pseudophelloid zu schwinden beginnt, erfahren sie immer deutlichere Veränderungen in folgenden Punkten:

1. die Theilwände ihrer Initialen ordnen sich mehr und mehr parallel der Grübchenfläche, wodurch das ganze Gewebe ein regelmässigeres Aussehen erhält;

2. die Membranen ihrer Schutzschicht verdicken und humificiren sich stärker und nehmen allmählich intensiv gelbbraune Färbung an;

3. die Elemente dieses Pseudophelloids bleiben sehr lange erhalten, schrumpfen aber fast bis zum Schwinden des Lumens zusammen und bilden schliesslich eine dichte, schwarze Decke über dem Grübchengewebe;

4. die Zellen ihres Luftgewebes, welche innerhalb des Sclerenchymcylinders liegen, verdicken sich bedeutend und nehmen etwas an Volumen zu. Dazu kommt noch

5. dass über und unter ihnen die Anfänge der Spaltöffnungsstreifen sichtbar werden, die sich nach der Lamina zu immer deutlicher ausprägen. Der Bau der typischen Blattstielgrübchen ist demnach folgender: Ueber einer länglichen Unterbrechung des Sclerenchymcylinders befindet sich auf der Mitte eines Spaltöffnungsstreifens als uhrglasförmig eingesenkte, fast homogen erscheinende schwarze Schicht das Schutzgewebe (Fig. 12*a*). Dasselbe besteht aus völlig zusammengeschrumpften, gelbbraun gefärbten und humificirten Elementen. Bei Behandlung dünner Schnitte mit Eau de Javelle quillt es auf und ragt nun weit über die Epidermis hervor. Man erkennt dann seine Zusammensetzung aus drei bis vier mal parallel zur Oberfläche getheilten Initialen, welche zwar abgerundet erscheinen, aber doch mit dem grössten Theil ihrer Wände aneinander gebunden bleiben. Unter ihm liegt die Initialschicht (Fig. 12*b*), welche aus zwei bis vier dünnwandigen, meist nur einmal getheilten Initialen aufgebaut ist.

Die nächst tieferen Zellen der Luftschicht (Fig. 12*c*) sind gleichfalls dünnwandig, ungefähr kugel- bis eirund und durch grosse Intercellularen von einander getrennt. In diese ragt ein dichtes Gestrüpp kurzer, geknickter und gekrümmter Intercellularstäbchen, welche meist am Ende oder in der Mitte tropfig angeschwollen, zuweilen auch perlschnurartig aus solchen aneinandergereihten, tropfenartigen Verdickungen zusammengesetzt sind. Diese Zellen reichen bis an die Sclerenchymspalte. Hier folgen, die Lücke des Sclerenchymcylinders ausfüllend, grosse, runde, verholzte Parenchymzellen, deren Membranen sehr stark verdickt und mit zahlreichen Tüpfeln versehen sind (Fig. 12*c'*). Von ihrer Aussenfläche senden auch sie mehr oder weniger zahlreiche Intercellularstäbchen aus.

Je weiter aufwärts am Blattstiel die Grübchen liegen, desto mehr vereinfacht sich ihr Bau. Die kleinsten in der Spreitenregion gelegenen sind, wie schon oben ausgeführt, insofern interessant, als es hier nicht mehr zur Ausbildung einer dichten Korkschicht kommt, sondern die Epidermis nur zerrissen ist und die nächsten darunter gelegenen Zellen zerfallen sind. Die Grenze gegen die Atmosphäre wird dann durch ein oder zwei Reihen abgerundeter Initialen gebildet, welche ein-, höchstens zweimal quer getheilt sind. Unter diesen liegt in dem Sclerenchymspalt ein dem typischen Stielgrübchen entsprechendes Luftgewebe.

Da es mir nicht gelang, Material zur Untersuchung der Entwickelung der Blatt-

stiel- und Stipulargrübchen von *Angiopteris* zu erhalten, muss ich mich darauf beschränken, die Angaben der Litteratur über diese Frage zu besprechen. Bezüglich der auf den Blattstielen liegenden Organe sind dieselben im Allgemeinen ziemlich übereinstimmend; allerdings sind überall die braunen Grübchen als die eigentlichen Organe betrachtet, die weissen als Entwickelungsstadien derselben aufgefasst und nicht weiter beachtet worden. Es mag hier genügen, einfach die kurze Beschreibung Klebahn's zu citiren. Dieselbe lautet folgendermaassen:

»Eine elliptische Gruppe dicht gedrängter grüner Spaltöffnungen bildet in der Mitte über der spaltenförmigen Sclerenchymdurchbrechung ein die Epidermis überragendes, kuppelartiges Gewölbe. Sehr bald, schon am noch unentfalteten Blatt, beginnt diese selbstverständlich wenig dauerhafte Bildung zu verwittern und einzureissen, ebenso bräunen sich die, die gemeinsame Athemhöhle begrenzenden Zellen; so entsteht auch hier ein Defect im Gewebe, der von einer braunen Zone, wie es scheint veränderter Parenchymzellen, begrenzt wird. Mit zunehmendem Alter rückt die Bildung langsam weiter in das Innere vor; einzelne der Oberfläche parallele Wände in den angrenzenden Zellen scheinen auf Theilung hinzuweisen, jedoch ist die Vermehrung der braunen Masse durch »Füllzellbildung« jedenfalls nur eine unerhebliche«.

Gewiss ist demnach das Eine, dass die eben besprochenen Gebilde unter Spaltöffnungen entstehen. Bedenkt man nun den directen Zusammenhang zwischen den Blattstiel- und Stipulargrübchen von *Angiopteris* einerseits und die engen Beziehungen zwischen dieser Pflanze und *Marattia Verschaffeltii* andererseits, so muss man es von vorn herein für wahrscheinlich halten, dass auch die Entwickelung der Stipulargrübchen von *Angiopteris* wenigstens mit Spaltöffnungen im Zusammenhang steht. An dieser Ansicht möchte ich festhalten, trotzdem Harting sowohl als Costerus bei der Beschreibung der Jugendzustände dieser Organe nichts von solchen erwähnen. Ich trage um so weniger Bedenken dies zu thun, als die Angaben beider Autoren sowohl einander widersprechen, als auch mit meinen Beobachtungen in keiner Weise in Einklang zu bringen sind. Am merkwürdigsten sind die Mittheilungen Harting's[1]. Die jugendliche Stipula bildet nach ihm ihre Epidermis nicht an der Oberfläche wie gewöhnlich, sondern die zwei bis drei äussersten Zelllagen vertrocknen und füllen sich mit Luft, und erst die unter diesen liegende Schicht wird zur Oberhaut. Die vertrockneten Zellen beginnen darauf sich in Lappen abzuschälen. Dann heisst es weiter: »Quelques portions de ce tissu cellulaire desséché demeurent pourtant en place; ce sont probablement celles qui ont résisté le plus longtemps. On les retrouve plus tard formant les lenticelles (Pl. IV, Fig. 2 *B*), qui s'aperçoivent à la surface de la pérule.« Während so Harting die Entstehung der Grübchen ganz auf die Oberfläche der Stipeln verlegt, sollen sie nach Costerus im Innern des Rindengewebes ihren Ursprung haben. Dieser Autor schreibt: »Ueberall nun, wo eine Lenticelle (Grübchen) entstehen soll, beginnen sich einige wenige Zellen unter dem Phellogen zu theilen; so entsteht ein Cambium (?), das durch Phellogen und Korkgewebe ansehnlich verstärkt wird. Die Anwesenheit einer beginnenden Lenticelle macht sich kennbar durch das Auftreten von runden Zellen zwischen dem Cambium und dem Periderm. Letztgenanntes Gewebe erscheint dabei bedeutend dünner, und je mehr die runden Zellen nach aussen dringen, desto mehr nimmt das Periderm an Dicke ab . . . . . Wenn die runden Zellen an der Oberfläche sichtbar sind, kann man die Lenticelle als vollendet betrachten[2].«

---

[1] l. c. S. 50.
[2] l. c. S. 36.

Da diese Angaben alle beide sehr wenig wahrscheinlich sind, glaube ich bis auf Weiteres nach dem oben Gesagten annehmen zu können, dass auch die Stipulargrübchen von *Angiopteris*, ähnlich wie diejenigen von *Marattia Verschaffeltii* irgend welche Beziehungen zu Spaltöffnungen haben. Und zwar wäre es wohl möglich, dass auf der embryonalen Blattstielbasis von *Angiopteris* die Stomata noch weiter reducirt sind als bei *Marattia Verschaffeltii* und nur deshalb übersehen wurden.

Physiologische Bedeutung der Staubgrübchen.

Blicken wir zurück auf die durch die anatomischen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse, so zeigt sich, dass die Staubgrübchen sowohl bei den Cyathaeaceen als auch bei den Marattiaceen durch Umwandlung von Spaltöffnungsstreifen, also Durchlüftungsorganen, entstanden sind. Diese Thatsachen begründen die Annahme, dass sie mit der Durchlüftung irgendwie in Beziehung stehen. Und zwar entweder in der Weise, dass sie die Function der alten Organe beibehalten, oder so, dass sie zum Verschluss der bestehenden Oeffnungen dienen. Ist ersteres der Fall, so muss die die Grübchen nach aussen abschliessende Gewebeschicht für Luft durchgängig, ist letzteres der Fall, so muss sie luftdicht abgeschlossen sein.

Betrachten wir zuerst die Cyathaeaceen. Wir haben gesehen, dass bei den Stammgrübchen daselbst die in Frage stehende Schicht, die Schutzschicht, aus kleinen, kugeligen, stark verdickten und gebräunten Zellen besteht, dass zwischen diesen grosse Intercellularen liegen, die aber verstopft sind mit einem ausserordentlich dichten Geflecht fadenförmiger Intercellularstäbchen. Letzteres ist so eng, dass es auf Schnitten fast wie eine homogene feinkörnige Masse erscheint, und dass sich selbst bei den stärksten Vergrösserungen nicht beurtheilen lässt, ob die Fäden lückenlos aneinander schliessen, oder ob doch eventuelle Lücken nicht durch irgend eine farblose Masse ausgefüllt sind.

Diese Frage musste daher auf anderem Wege entschieden werden. Die übliche Methode, mittelst Durchpressen von Luft die Porosität der Schicht zu prüfen, versagte hier, da es nicht gelang, die fleischigen und saftigen Stammstücke genügend dicht an einer solchen Druckvorrichtung zu befestigen. Es wurde daher in der Weise verfahren, dass durch die Grübchen eines ganz frischen Stammstückes unter Wasser dünne Schnitte geführt und diese gleich auf den Objectträger gebracht wurden. Wenn dann überhaupt in den Intercellularen der untersuchten Schicht Luftwege vorhanden waren, mussten diese jetzt mit Luft erfüllt sein, da ein Austreten der Letzteren durch die Präparation unter Wasser verhindert wurde.

Die auf diese Weise behandelten Grübchen von *Alsophila* zeigten in der That, dass die mit der körnigen Masse erfüllten Intercellularen ganz und gar mit kleinen Luftbläschen durchsetzt waren, welche bei auffallendem Licht die schwarzen Intercellularen in silberglänzende Zwickel verwandelten. Dass dieser Glanz der Zwickel wirklich von Lufteinschluss herrrührte, wurde durch Zusatz von Alkohol bewiesen. Er verschwand sofort unter Aufsteigen kleiner Bläschen und konnte wieder hervorgerufen werden — allerdings nur unvollständig —, wenn man die mit Alkohol behandelten Schnitte austrocknen liess und dann in Wasser oder Glycerin brachte.

Damit ist die Wegsamkeit der Schutzschicht für Gase bewiesen.

Bei den Blattstielgrübchen bedarf es zum Nachweis der Durchlässigkeit ihres Gewebes keines weiteren Versuches. Dieses ist ebenso gebaut, wie dasjenige des Stammes, nur fehlt in den Cellularen die körnige Ausfüllung. Hier ergiebt sich also unmittelbar aus dem anatomischen Bau der Schutzschicht die Pneumathodennatur des Grübchens.

Etwas anders verhält es sich bei den Marattiaceen. Die weissen Grübchen auf der Blattbasis sind zwar auch, wie der Bau und der reiche Luftgehalt ihrer Intercellularen zeigt, als Luftöffnungen anzusehen. Bei den braunen dagegen tritt eine Einrichtung auf, welche den Verschluss der früheren Oeffnungen herbeiführen soll. Denn erstens lehrte die mikroskopische Untersuchung, dass keine zusammenhängenden Luftkanäle die Schutzschicht durchsetzen, und zweitens findet man hier beim Schneiden unter Wasser nur selten irgendwo ein Luftbläschen eingeschlossen. Dasselbe gilt für die Blattstiele. Die weissen Grübchen sind Pneumathoden, die braunen Verschlüsse derselben, und es gilt für sie in gleicher Weise das oben Gesagte. Ein Druckversuch Klebahn's, angestellt an einem abgelösten dünnen Rindenstück, scheint zwar dieser Behauptung zu widersprechen. Doch zeigte eine Wiederholung desselben — ein dünnes Rindenstück mit einem Grübchen wurde vom Blattstiel losgelöst, mit Siegellack auf dem durchlochten Boden eines Fläschchens festgeklebt und auf die bekannte Weise Luft durchgepresst —, dass erst bei einem Ueberdruck von 10 bis 12 cm Quecksilber einzelne Bläschen und zwar in auffallend regelmässigen Zwischenräumen aufsteigen. Wenn aber bei so dünner Gewebeschicht ein so verhältnissmässig hoher Druck angewendet werden muss, ehe Luft durchdringt, und dies auch dann nur an einem einzigen Punkte geschieht, ist es höchst wahrscheinlich, dass dieser Luftweg durch gewaltsames Zerreissen des Gewebes erst entstanden ist. Uebrigens gelang es mir auch bei $1^1/_2$ Atmosphären-Druck nicht, an einem unversehrten oder mittelst Korkbohrers durchbohrten Stengelstück Luft durch die braunen Grübchen zu pressen.

Es ist somit wohl als sicher anzusehen, dass die weissen Grübchen Poren sind, welche sich nach Entfaltung der Blätter schliessen. Die Pflanze besitzt in ihnen also eine besondere Art von Pneumathoden, welche für die Zeit der Knospenentwickelung einen regen Gasaustausch ermöglichen, später dagegen, wenn die entfaltete Blattspreite die Assimilation übernimmt, als überflüssig gleichsam wie eine Wunde von der Pflanze geschlossen werden.

Die Untersuchung hat somit ergeben, dass die beschriebenen Gebilde der Cyathaeaceen und die weissen Grübchen der Marattiaceen als Durchlüftungsorgane aufzufassen sind. In physiologischer Beziehung sind sie demnach den Lenticellen der dicotylen, peridermbildenden Holzgewächse ähnlich. Betreffs ihrer Anatomie gilt aber allgemein, was Klebahn für die Stielgrübchen der Marattiaceen behauptete, »dass das einzig Analoge (mit den Dicotylen-Lenticellen) die Entstehung unter Spaltöffnungen ist«.

Auch von sonst bekannten lenticellenähnlichen Bildungen an Dicotylen-Wurzeln, Phanerogamen-Blatt und Blüthenstielen, Früchten und Knollen, sowie den Luftwurzeln der Aroideen und *Phönix*-Arten[1]), weichen die Farngrübchen in Bau und Entstehung so weit ab, dass ein Vergleich mit ihnen nicht zulässig ist.

Für die eingangs angeführten Male auf den *Lepidodendron*-Polstern hat übrigens die vorliegende Untersuchung ein negatives Resultat ergeben. Denn wenn Potonié schreibt: »Freilich bedarf es noch der näheren Untersuchung, ob die genannten Oeffnungen des Farnblattkissens wirklich der Transpiration dienen; aber es liegt am nächsten, das bis auf Weiteres

[1]) Klebahn, l. c. S. 559. — O. L. Müller, l. c. S. 17. — L. Jost, Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Botan. Ztg. 1887.

anzunehmen, mithin auch die entsprechenden Gebilde beim *Lepidodendron*-Polster als Transpirationsorgane anzusehen.« so zeigen doch die Befunde der anatomischen Untersuchung, dass die hier beschriebenen Gebilde im Bau so sehr von denjenigen der *Lepidodendren* abweichen, dass sich aus der Kenntniss der Function der ersteren noch lange nicht auf die der letzteren schliessen lässt.

Die Hauptresultate der Untersuchung seien zum Schluss folgendermaassen zusammengefasst:

1. Stamm- und Blattgrübchen der Cyathaeaceen sind nach Bau und Entwickelung gleichwerthige Organe.

2. Sie fungiren zeitlebens als Pneumathoden, sind aber bezüglich ihrer Structur und Entstehung nicht mit den gewöhnlichen Lenticellen zu vergleichen.

3. Der Bau der von Potonié beschriebenen »Male« auf den Blattpolstern der Lepidodendren stimmt so wenig mit den Grübchen auf den Farnstämmen überein, dass der bisher übliche Analogieschluss von der Function der letzteren auf die der ersteren nicht angeht.

4. Auch die Grübchen auf den Stipulis und den Blattstielen der Marattiaceen sind ihrer Entstehung und Anatomie nach vollkommen gleichwerthig.

5. Sie stellen eine besondere Einrichtung zur Ermöglichung eines lebhaften Gaswechsels während der Entfaltung der Knospe dar und schliessen sich, wenn die Lamina nach der fertigen Ausbildung des Blattes selbstständig zu assimiliren vermag.

6. Die Spaltöffnungsstreifen, auf welchen sie bei den Cyathaeaceen und Marattiacen entstehen, sind hier sowohl als auch bei den Dicotylen-Holzgewächsen als selbstständige Organe, als eine höher differenzirte Stufe von Athmungsvorrichtungen anzusehen.

7. Die Spaltöffnungen auf den Streifen der Stipulae von *Marattia Verschaffeltii* bieten einen neuen Fall sehr weitgehender Reduction von Spaltöffnungen.

8. Der bisher als Periderm bezeichnete Theil der Stipularrinde der Marattiaceen weicht in seiner chemischen Beschaffenheit, Structur und Art der Regeneration vollkommen von allen näher bekannten Korkbildungen ab.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. *Alsophila macrophylla.* Theil eines trockenen Stammstückes, auf den Blattpolstern die Staubgrübchen (*a*) zeigend. *b* Blattnarbe. *c* Abbruchsstellen der Gefässbündel. *d* Narben der Luftwurzeln. (Nat. Gr.)

Fig. 2. *Cyathaea Imrayana.* Zelle aus einem Staubgrübchen. *a* kurze Intercellularstäbchen; *b* Tüpfelplatte.

Fig. 3 (halbschematisch). *Alsophila excelsa.* Theil (etwa die Hälfte) eines Längsschnittes durch ein älteres Staubgrübchen; zeigt bei *a* die zerrissene, im Zerfall begriffene, schwarzbraune Aussenschicht, bei *b* die beginnende Ausbildung der fast schwarzen Schutzschicht, bei *c* die farblosen Zellen der Uebergangsschicht. α Rindenparenchym, β Sclerenchymfasern, γ Grundparenchym. α' und γ' verdickte Zellen des angrenzenden Rinden- und des Grundparenchyms, welche den ganzen Sclerenchymcylinder begleiten. Bei α' und β' sind die an das Grübchen grenzenden Zellwände des Rindenparenchyms und des Sclerenchymmantels verdickt und stark gebräunt.

Fig. 4. *Alsophila excelsa.* Querschnitt durch einen Theil der Schutzschicht (*a*) und der darunterliegenden Uebergangsschicht (*b*) eines Stammgrübchens. Zwischen den Zellen beider Schichten liegt die körnig erscheinende Ausfüllungsmasse (*c*), welche durch die engverflochtenen Intercellularstäbchen der angrenzenden Zellen gebildet ist.

Fig. 5. *Alsophila excelsa.* Querschnitt durch ein Blattstielgrübchen. In der Lücke des Sclerenchymspaltes β—β bei *a* die zerfallenden Zellen der Aussenschicht, bei *b* die intensiv gelbbraune Schutzschicht, bei *c* die farblose Uebergangsschicht. α, β, γ wie in Fig. 3.

Fig. 6. *Marattia Verschaffeltii.* Querschnitt eines Stipulargrübchens. Die (krugförmige) Vertiefung ist mit leicht gebräunten kleinen Zellen (*a*) austapezirt; unter diesen bei (*b*) einige getheilte Zellen (Initialschicht). *c* Grundparenchym.

Fig. 7. *Marattia Verschaffeltii.* Blattknospe nach Entfernung der schon entfalteten Blätter (die Basen der letzteren bei *a* abgebrochen). *st* Stipula des ältesten noch vorhandenen Blattes, die eigene Blattspirale und die jüngeren Blattanlagen kappenartig umhüllend mit einer Anzahl kleiner weisser Spaltöffnungsstreifen (*sp*). *w* Wurzelreste. (Nat. Gr.)

Fig. 8. *Marattia Verschaffeltii.* Epidermis mit rückgebildeter Spaltöffnung. Jede der beiden Schliesszellen ist durch eine schräge Wand getheilt. Der Inhalt sämmtlicher Zellen ist in contrahirtem Zustande wiedergegeben. Die Spaltöffnungszellen sind mit grossen Chlorophyllkörnern gefüllt.

Fig. 9 (halbschematisch). *Angiopteris evecta.* Querschnitt durch ein weisses Stipulargrübchen von mittlerer Grösse; zeigt das kleinzellige Kugelgewebe (*a*), in dessen Intercellularen die (bei durchfallendem Licht schwarz erscheinenden) Luftblasen sehr fest haften. Die Luftschicht (*b*) hebt sich hier nur wenig von dem Grundparenchym γ ab. α lückenloses Rindenparenchym, β Sclerenchymfasern, *p* Pseudophelloid.

Fig. 10. *Angiopteris evecta.* Querschnitt durch einen Theil eines älteren (braunen) Stipulargrübchens. *a* Schutzschicht (rundliche Zellcomplexe), *b* Initialschicht (längliche Zellcomplexe), *c* Luftgewebe, *g* Grundparenchym.

Fig. 11. *Angiopteris evecta.* Querschnitt durch eine andere Stelle desselben Grübchens. *a*, *b*, *c* wie in Fig. 10.

Fig. 12. *Angiopteris evecta.* Querschnitt durch einen Theil eines Blattstielgrübchens mit der schwarzbraunen Schutzschicht (*a*), zwei Zellreihen der Initialschicht (*b*) und einen kleinen Theil des Luftgewebes *c*—*c'*. Die innerhalb des Sclerenchymspaltes liegenden Zellen der letzteren (*c'*) sind stark verdickt und verholzt.

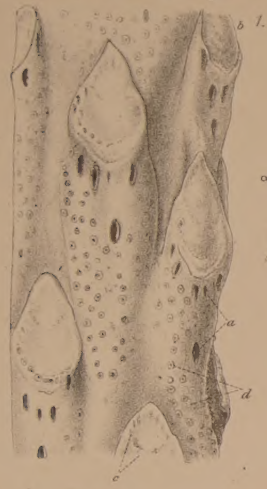
Lebenslauf.

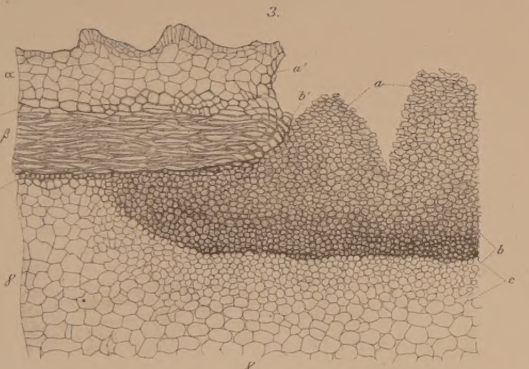
Geboren wurde ich, Emil Julius Hannig, Sohn des Maschinen-Inspectors Carl Hannig, am 27. September 1872 in Montigny bei Metz. Ich besuchte das Lyceum zu Strassburg i. Elsass, welches mich am 21. Juni 1892 mit dem Zeugniss der Reife entliess. Vom Herbst desselben Jahres ab bezog ich die Kaiser-Wilhelms-Universität in Strassburg.

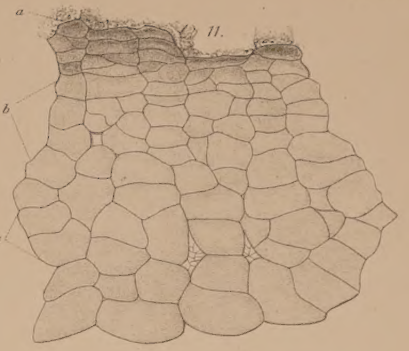
Meine Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdocenten: Benecke, Braun, Bruhns, Bücking, Cantor, Doederlein, Fittig, Goette, Jost, Kohlrausch, Krazer, Michaelis, Rose, Graf zu Solms-Laubach, Tornquist, Weber, Windelband, Zacharias und Ziegler.

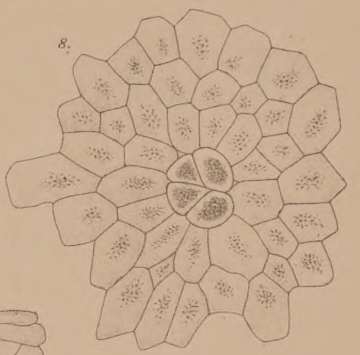
Allen diesen meinen verehrten Lehrern, insbesondere Herrn Professor Graf zu Solms-Laubach, spreche ich an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aus für alle Belehrung und Anregung, welche sie mir haben zu Theil werden lassen.

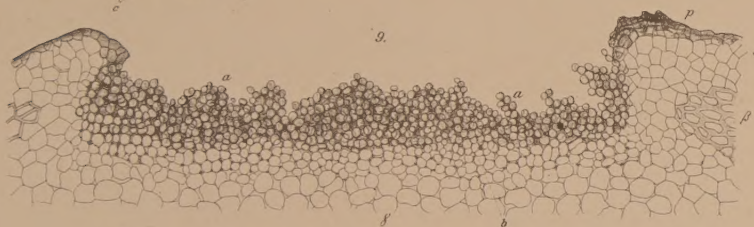
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

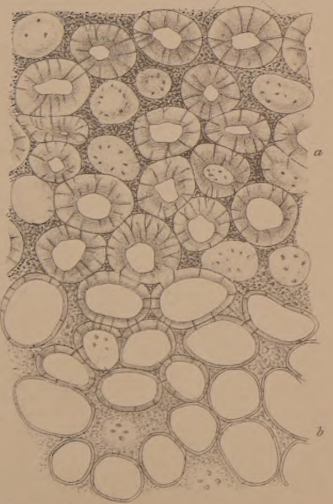


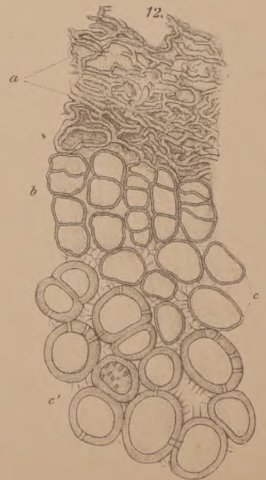












E. Brunig del.

E. Laue lith. Berlin.